capítulo

3 Estructura del sistema nervioso



Sam Francis, *Greenish Limb*, 1970. © 2003 The Estate of Sam Francis/Artists Rights Society (ARS), New York. © Giraudon/Art Resource, NY.

resumen

R. B., un estudiante de los primeros cursos de Facultad, había padecido convulsiones epilépticas ocasionales desde la infancia. Había estado tomando medicación para sus crisis durante muchos años, pero últimamente no le estaba ayudando —sus crisis se estaban haciendo más frecuentes—. Su neurólogo le aumentó la dosis de medicación, pero las crisis persistieron, y los fármacos le dificultaban a R. concentrarse en sus estudios. Temía que tendría que dejar la Facultad.

Pidió cita con su neurólogo y le preguntó si había otro fármaco que pudiera funcionar mejor y no afectara a su capacidad de concentración. «No», le dijo el neurólogo, «está tomando la mejor medicación que tenemos ahora. Pero quiero que le vea el Dr. L., un neurocirujano de la Facultad de Medicina. Creo que usted sería un buen candidato a la cirugía de la epilepsia».

R. tenía un foco epiléptico. Su problema se debía a que en una región determinada de su encéfalo había tejido cicatricial. Periódicamente, esta región llegaba a irritar a las áreas circundantes, desencadenando crisis epilépticas —violentas descargas prolongadas de neuronas cerebrales, que desembocan en una alteración cognitiva y, a veces, movimientos incontrolados—. El foco de R, se debía probablemente a un daño cerebral ocurrido en el nacimiento. El Dr. L. le mandó hacerse ciertas pruebas, las cuales revelaron que el foco estaba localizado en el lado izquierdo del cerebro, en una región llamada lóbulo temporal medial.

R. se sorprendió al saber que estaría despierto durante la intervención quirúrgica. De hecho, se le pediría que aportara información que el neurocirujano necesitaría para extirparle la región cerebral en la que estaba el foco epiléptico. Como se puede suponer, estaba nervioso cuando le llevaron en una silla de ruedas a la sala de operaciones pero, después de que el anestesista le inyectó algo a través de una cánula en las venas, R. se relajó y se dijo a sí mismo: «Esto no va a ir tan mal».

El Dr. L. trazó unas marcas en su cuero cabelludo, que previamente había sido rasurado, y luego hizo varias inyecciones de un anestésico local. Luego hizo una incisión en el cuero cabelludo e inyectó algo más de anestésico. Por último, utilizó un taladro y una sierra para quitar una parte del cráneo. Después seccionó y plegó la fina membrana que cubre el encéfalo, dejando expuesta su superficie.

Cuando extirpa un foco epiléptico, el cirujano busca eliminar el tejido anómalo preservando el tejido cerebral que cumple funciones importantes, tales como la comprensión y expresión del lenguaje. Por ello, el Dr. L. comenzó estimulando determinadas partes del cerebro para determinar qué regiones podía extirpar sin peligro. Para hacerlo colocó una sonda metálica en la superficie del encéfalo de R. y presionó una palanca, administrando así una débil corriente eléctrica. La estimulación altera la pauta de descarga de las neuronas localizadas cerca de la sonda, impidiendo que lleven a cabo sus funciones normales. El Dr. L. encontró que la estimulación de ciertas partes del lóbulo temporal alteraba la capacidad de R. para comprender lo que él y sus colegas le estaban diciendo. Cuando extirpó la parte del encéfalo que contenía el foco epiléptico, tuvo cuidado de no dañar estas regiones.

La operación fue un éxito. R. siguió tomando su medicación, pero con una dosis mucho más baja. Sus crisis desaparecieron y le resultó más fácil concentrarse en clase. Conocí a R. en sus primeros años de Facultad, cuando él asistía a un curso que yo estaba dando. Un día expliqué en clase la cirugía de la epilepsia, y después él se me acercó y me contó su caso. Llegó a ser el tercero de su clase.

El objetivo de la investigación neurocientífica es comprender cómo funciona el encéfalo. Para comprender los resultados de esta investigación se ha de estar familiarizado con la estructura básica del sistema nervioso. Se ha reducido al mínimo la cantidad de términos introducidos en este capítulo (pero, como se verá, este mínimo sigue siendo una cantidad más bien alta). Trabajar con las animaciones del CD-ROM titulado «Figuras y Diagramas» nos ayudará a aprender el nombre y localización de las principales estructuras del sistema nervioso. (Véase ***animaciones del capítulo 3: Figuras y Diagramas***). Con la base que se adquirirá en este capitulo y en las animaciones, no se tendrán problemas para aprender la materia presentada en los capítulos siguientes.

Características básicas del sistema nervioso

Antes de empezar la descripción del sistema nervioso, queremos examinar los términos que se utilizan para describirlo. La anatomía macroscópica del encéfalo fue descrita hace mucho tiempo, dando nombre a todo aquello que se puede observar sin ayuda del microscopio. Los primeros anatomistas denominaron la mayoría de las estructuras cerebrales considerando su similitud con objetos corrientes. Algunos ejemplos son: «amígdala» u «objeto con forma de almendra»; hipocampo o «caballo de mar»; genu o «rodilla»; corteza o «cubierta»; *pons* o «puente»; *uncus* o «gan-

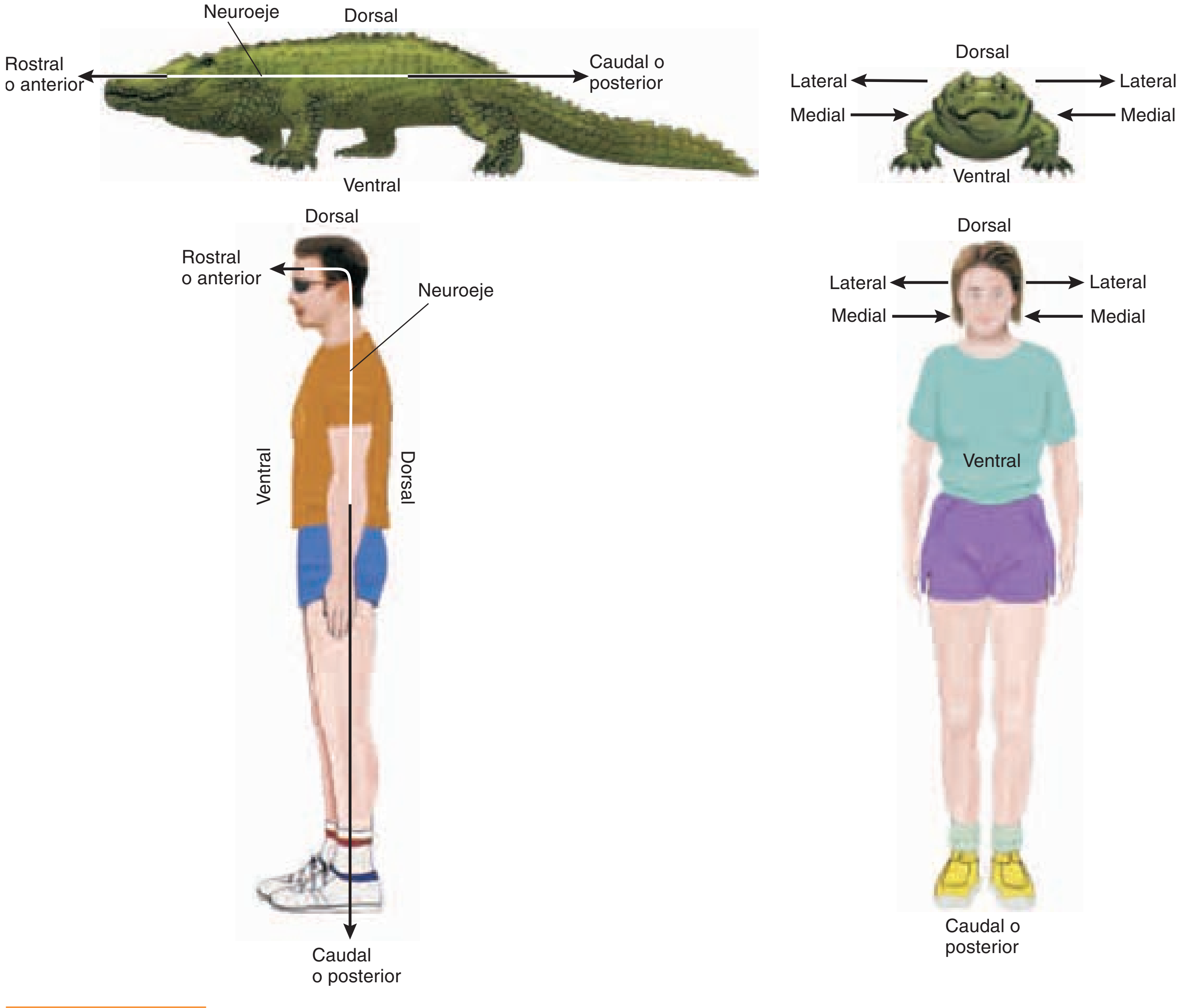


figura 3.1

Vistas lateral y frontal de un cocodrilo y de un humano, en las que se muestran los términos que se utilizan para designar la orientación anatómica.

cho». A lo largo de este libro se irá explicando el significado de los términos anatómicos a medida que se vayan presentando, ya que así resultarán más fáciles de recordar. Por ejemplo, saber que *corteza* significa «cubierta» (como la que recubre un árbol) ayudará a recordar que la corteza es la capa más externa del encéfalo

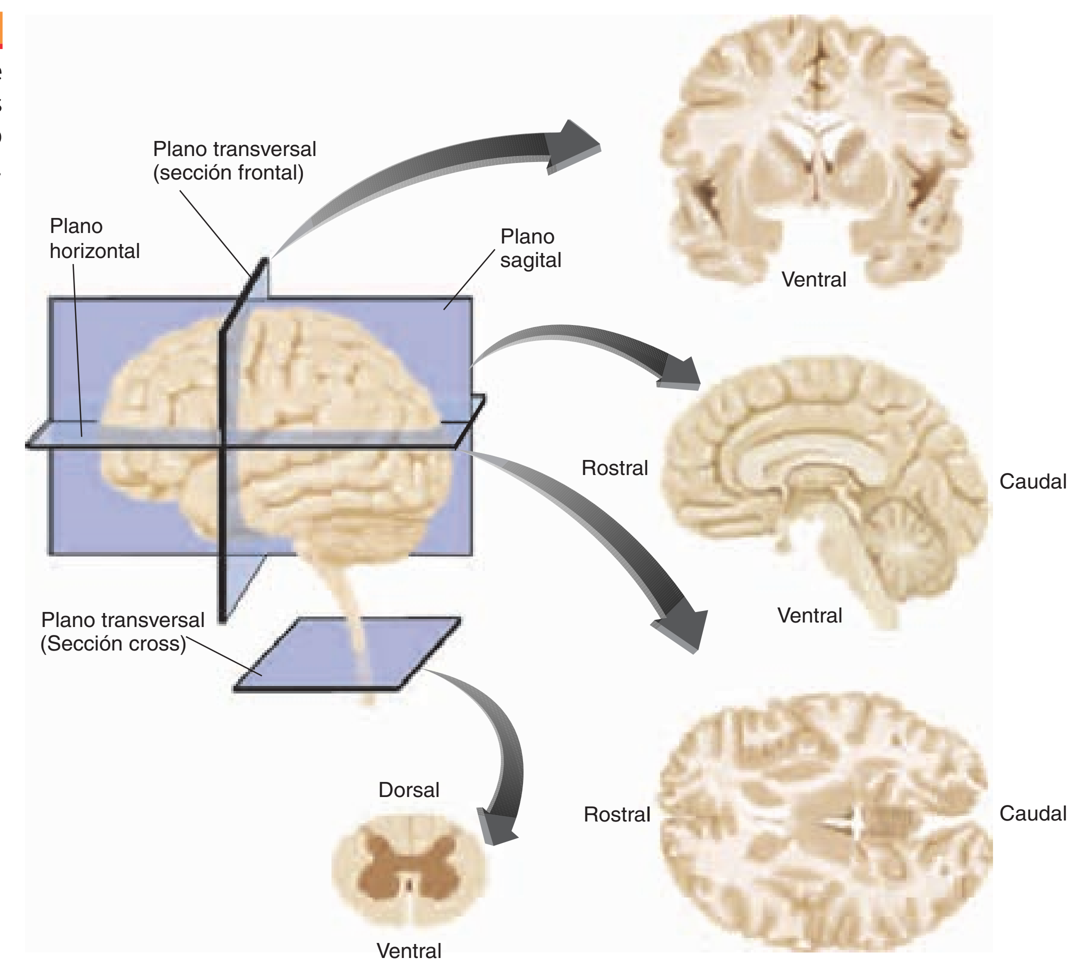
Al describir las características de una estructura tan compleja como el encéfalo se necesita utilizar términos que denoten localización. Habitualmente, la localización en el sistema nervioso se describe en relación al **neuroeje**, una línea imaginaria trazada a lo largo de la médula espinal hasta la parte frontal del encéfalo. Para simplificar, pensemos en un animal con el neuroeje recto. En la figura 3.1 se representan un cocodrilo y dos individuos humanos. Ciertamente, este cocodrilo representado de modo lineal; se puede trazar una línea recta que comience en sus ojos y continúe hacia abajo por el centro de su médula espinal (véase la ***figura 3.1***). El extremo frontal es **anterior** y la cola es **posterior**. También se utilizan los términos **rostral** (hacia el rostro) y **caudal** (hacia la cola), en especial cuando

neuroeje Línea imaginaria trazada a lo largo del eje longitudinal del sistema nervioso central, desde el extremo inferior de la médula espinal hasta la parte frontal del prosencéfalo.

anterior Respecto al sistema nervioso central, localizado cerca o en dirección a la cabeza.

figura 3.2

Planos de corte concernientes al sistema nervioso central humano.



se refieren específicamente al encéfalo. La zona superior de la cabeza y el dorso son parte de la superficie **dorsal**; mientras que la superficie **ventral** (delantera) mira hacia el suelo. (*Dorsum* significa «dorso» y *ventrum*, «vientre».) Estas localizaciones son algo más complicadas en la especie humana; debido a la postura erecta, nuestro neuroeje está curvado, de modo que la parte superior de la cabeza es perpendicular a la espalda. (También se encontrarán los términos *superior* e *inferior*. Si se refiere al encéfalo, superior significa «encima» e inferior, «debajo». Por ejemplo, los *tubérculos cuadrigéminos superiores* se localizan encima de los *tubérculos cuadrigéminos inferiores*). Las vistas frontales tanto del cocodrilo como del ser humano ilustran los términos **lateral y medial**: hacia los lados y hacia la línea media, respectivamente (véase la ***figura 3.1***).

Otros dos términos útiles son *homolateral y contralateral*. El término **homolateral** (o ipsilateral) se refiere a las estructuras del mismo lado del cuerpo. Si se dice que el bulbo olfativo envía axones al hemisferio homolateral, esto significa que el bulbo olfativo izquierdo envía axones al hemisferio izquierdo y que el bulbo olfativo derecho los envía al hemisferio derecho. El término **contralateral** hace referencia a las estructuras situadas en el lado contrario del cuerpo. Cuando se dice que una determinada región de la corteza cerebral izquierda controla los movimientos de la mano

posterior Respecto al sistema nervioso central, localizado cerca o en dirección a la cola.

rostral «Hacia el rostro»; respecto al sistema nervioso central, en dirección, a lo largo del neuroeje, hacia la parte anterior del rostro.

caudal «Hacia la cola»; respecto al sistema nervioso central, en dirección, a lo largo del neuroeje, lejos de la parte anterior del rostro.

dorsal «Hacia el dorso»; respecto al sistema nervioso central, en dirección perpendicular al neuroeje, hacia la parte superior de la cabeza o el dorso.

ventral «Hacia el vientre»; respecto al sistema nervioso central, en dirección perpendicular al neuroeje, hacia la parte inferior del cráneo o la parte delantera del cuerpo.

lateral Hacia un lado del cuerpo, lejos de la línea media.

medial Hacia la línea media del cuerpo, lejos de los lados.

homolateral Localizado en el mismo lado del cuerpo.

contralateral Localizado en la parte opuesta del cuerpo.

tabla 3.1

Principales divisiones del sistema nervioso

SISTEMA NERVIOSO CENTRAL (SNC)	SISTEMA NERVIOSO PERIFÉRICO (SNP)
Encéfalo	Nervios
Médula espinal	Ganglios periféricos

contralateral, se entiende que esta región controla los movimientos de la mano derecha.

Para ver lo que hay en el interior del sistema nervioso hay que abrirlo; para poder informar de lo que se encuentra dentro se secciona siguiendo pautas estandarizadas. La figura 3.2 muestra el sistema nervioso de un ser humano. El sistema nervioso se puede seccionar de tres maneras:

1. En sentido **transversal**, como si fuera un salchichón, lo que permite obtener **secciones transversales** (también llamadas **secciones frontales** cuando se refiere al encéfalo).
2. En sentido paralelo al suelo, lo que permite obtener **secciones horizontales.**
3. En sentido perpendicular al suelo y paralelo al neuroeje, lo que permite obtener **secciones sagitales**. El **plano sagital medial** divide el encéfalo en dos mitades simétricas.

Obsérvese que, debido a nuestra postura erecta, las secciones transversales de la médula espinal son paralelas al suelo (véase la ***figura 3.2***).

Panorámica general

El sistema nervioso está formado por el encéfalo y la médula espinal, que componen el *sistema nervioso central (SNC)*, así como por los nervios craneales, los nervios raquídeos (o espinales) y los ganglios periféricos, que constituyen el *sistema nervioso periférico (SNP)*. El SNC está recubierto por huesos: el encéfalo está cubierto por el cráneo y la médula espinal por la columna vertebral (véase la ***tabla 3.1***).

En la figura 3.3 se ilustra la relación entre el encéfalo y la médula espinal con el resto del cuerpo. No hay que preocuparse si algunos nombres que aparecen en la misma no resultan conocidos; dichas estructuras se describirán más tarde (véase la ***figura 3.3***). El encéfalo es una gran masa de neuronas, neurogliocitos y otras células, que sirven de soporte. Es el órgano más protegido del cuerpo, encerrado en un cráneo resistente y delgado, flotando en una cisterna de líquido cefalorraquídeo. Recibe un abundante riego sanguíneo y está protegido químicamente por la barrera hematoencefálica.

El encéfalo recibe aproximadamente un 20 por ciento del flujo sanguíneo del corazón, y lo recibe continuamente. Otras partes del organismo, como los músculos esqueléticos o el sistema digestivo, reciben cantidades variables de sangre, según sus necesidades, en comparación con las que reciben otras regiones. Pero el encéfalo siempre recibe su cuota. El encéfalo no puede almacenar su combustible (principalmente glucosa), ni extraer energía temporalmente si no hay oxígeno, como hacen los músculos; por lo tanto, es esencial que tenga un aporte sanguíneo constante. Una interrupción de 1 segundo del flujo sanguíneo cerebral agota gran parte del oxígeno disuelto en él; una interrupción de 6 segundos produce pérdida de consciencia. En pocos minutos comienza a darse un daño permanente.

Meninges

La totalidad del sistema nervioso (el encéfalo, la médula espinal, los nervios craneales y los raquídeos, y los ganglios periféricos) está cubierta por resistente tejido conjuntivo. Las cubiertas protectoras que rodean el encéfalo y la médula se denominan **meninges**. Éstas consisten en tres capas, mostradas en la figura 3.3. La capa más externa es gruesa, resistente y flexible, pero no puede estirarse; su nombre, **duramadre**, hace referencia a una «madre dura». La capa intermedia de las meninges, la **membrana aracnoides**, debe su nombre al aspecto parecido a una tela de araña de las trabéculas *aracnoideas* que sobresalen de ella (del griego *arachne*: «araña»; *trabécula* significa «sendero»). La membrana aracnoides, blanda y esponjosa, se sitúa bajo la duramadre. Estrechamente unida al encéfalo y a la médula espinal, y recubriendo todas las circunvoluciones de su superficie, está la **piamadre** («madre piadosa»). Los vasos sanguíneos más pequeños de la superficie del encéfalo y de la médula espinal están en esta capa. Entre la piamadre y la membrana aracnoides se sitúa el

sección transversal Respecto al sistema nervioso central, un corte hecho en ángulo recto al neuroeje.

sección frontal Corte a través del encéfalo, paralelo a la frente.

sección horizontal Corte a través del encéfalo, paralelo a la base.

sección sagital Corte a través del encéfalo, paralelo al neuroeje y perpendicular a la base.

plano sagital medial Plano a través del neuroeje, perpendicular a la base; divide al encéfalo en dos mitades simétricas.

meninges Las tres capas de tejido que recubren al sistema nervioso central: duramadre, aracnoides y piamadre.

duramadre La más externa de las meninges; dura y flexible.

membrana aracnoides La capa intermedia de las meninges, localizada entre la duramadre, externa, y la piamadre, interna.

piamadre La capa de meninges, fina y frágil, que se adhiere a la superficie del encéfalo.

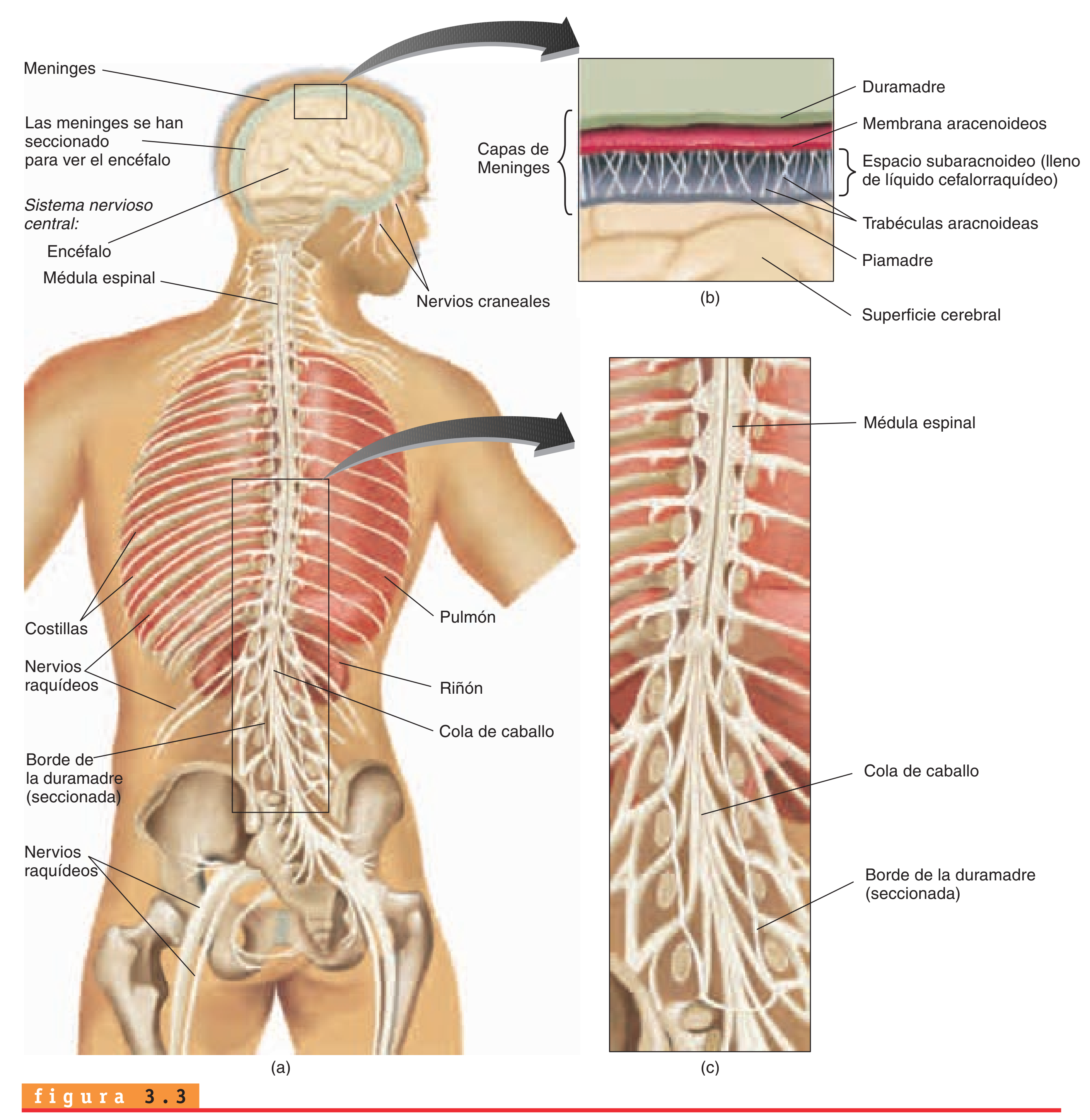


figura 3.3

(a) Relación del sistema nervioso con el resto del cuerpo. (b) Vista pormenorizada de las meninges que recubren el sistema nervioso central. (c) Vista más detallada de la médula espinal inferior y la cola de caballo.

espacio subaracnoideo. Este espacio está lleno de un fluido llamado **líquido cefalorraquídeo** (LCR) (véase la *figura 3.3*).

El sistema nervioso periférico (SNP) está cubierto por dos capas de meninges. La capa intermedia (la membrana aracnoides), con su cisterna de LCR asociado a ella, recu-

espacio subaracnoideo Espacio lleno de líquido que amortigua al encéfalo; se localiza entre las membranas aracnoides y piamadre.

líquido cefalorraquídeo (LCR) Fluido claro, similar al plasma sanguíneo, que llena el sistema ventricular del encéfalo y el espacio subaracnoideo que rodea al encéfalo y la médula espinal.

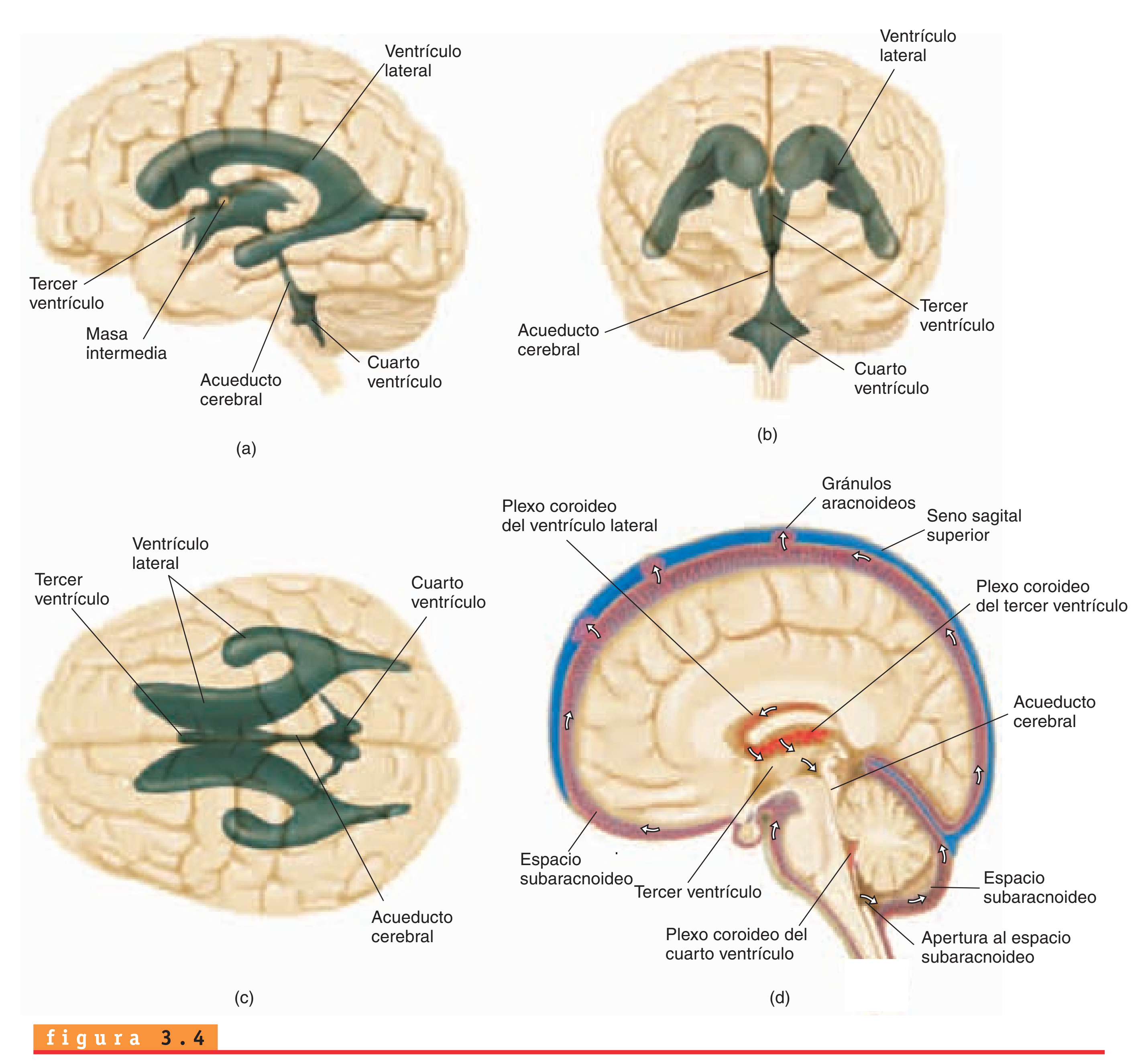


figura 3.4

Sistema ventricular del encéfalo. (a) Vista lateral del lado izquierdo del encéfalo (b) Vista frontal. (c) Vista dorsal. (d) Producción, circulación y reabsorción del líquido cefalorraquídeo.

bre sólo el encéfalo y la médula espinal. Fuera del sistema nervioso central (SNC), las capas externa e interna (la duramadre y la piamadre) se fusionan y forman una cubierta que cubre los nervios raquídeos y los craneales así como los ganglios periféricos.

En la primera edición de este libro se dijo que no sabíamos por qué se aludía a las capas más externa e interna de las meninges con el nombre de «madre». Recibimos una carta de un historiador médico del Departamento de Anatomía de la UCLA (Universidad de California en Los Ángeles) explicándonos el motivo de esta denominación. (A veces vale la pena dejar ver la propia ignorancia). Un médico persa del siglo XIX, Ali ibn Abbas, utilizó el término árabe *al umm* para referirse a las meninges. El término significa literalmente «madre», pero se utilizaba para designar cualquier material envolvente, ya que en árabe no había un término específico para la palabra membrana. La resistente membrana externa era denominada *al umm*

al djafiya, y la blanda membrana interior, al *umm al rigiga*. Cuando los escritos de Ali ibn Abbas se tradujeron al latín en el siglo XI, el traductor, que probablemente no estaba familiarizado con la estructura de las meninges, hizo una traducción literal del término al *umm*. Se refirió entonces a las membranas como «madre dura» y «madre piadosa» (*piadosa* en el sentido de «delicada»), en lugar de utilizar una palabra latina más apropiada.

Sistema ventricular y producción de líquido cefalorraquídeo

El encéfalo es muy blando y parece gelatinoso. El considerable peso de un encéfalo humano (aproximadamente, 1.400 g), junto con su delicada constitución, requieren que esté protegido de los golpes. Incluso no puede soportar bien su propio peso; resulta difícil extraer y manipular el encéfalo fresco de un sujeto recientemente fallecido sin dañarlo.

Afortunadamente, el encéfalo intacto de un ser humano vivo está bien protegido. Flota en un baño de LCR, que contiene el espacio subaracnoideo. Dado que está completamente inmerso en líquido, su peso neto se reduce aproximadamente a 80 g; de modo que la presión sobre su base disminuye considerablemente. El LCR que rodea el encéfalo y la médula espinal reduce asimismo el impacto sobre el sistema nervioso central que podrían causar los movimientos bruscos de la cabeza.

El encéfalo contiene una serie de cavidades interconectadas, llamadas **ventrículos** («pequeñas panzas»), las cuales están llenas de LCR (véase la ***figura 3.4***). Las cavidades más grandes son los **ventrículos laterales**, que están conectados con el **tercer ventrículo**. Éste se localiza en la línea media del encéfalo; sus paredes dividen las zonas cerebrales circundantes en mitades simétricas. Un puente de tejido neural, llamado *masa intermedia*, atraviesa la línea media del tercer ventrículo y sirve como un útil punto de referencia. El **acueducto cerebral**, un largo tubo, conecta el tercer ventrículo con el **cuarto ventrículo**. Los ventrículos laterales constituyen el primero y segundo ventrículos, aunque nunca se hace referencia a ellos con ese nombre (véase la ***figura 3.4***).

El líquido cefalorraquídeo (LCR) se extrae de la sangre y tiene una composición parecida a la del plasma sanguíneo. El LCR se produce en un tejido especial, con un riego sanguíneo especialmente abundante, llamado **plexo coroideo**, el cual sobresale en el interior de los cuatro ventrículos. El LCR se produce continuamente; el volumen total de LCR es de aproximadamente 125 ml, y la vida media (el tiempo necesario para que la mitad del LCR de los ventrículos sea reemplazado por LCR fresco) es de unas 3 horas. Por lo tanto, en los plexos coroideos se produce esta cantidad varias veces al día. La continua producción de LCR implica que ha de haber algún mecanismo que lo elimine. La producción, circulación y reabsorción de LCR se ilustran en la figura 3.4d. En la figura 3.5 se muestra una microfotografía electrónica del plexo coroideo.

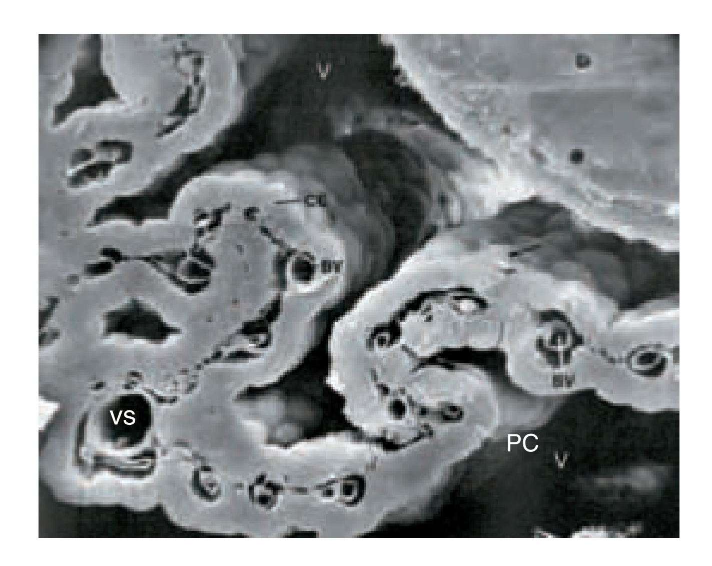


figura 3.5

Microfotografía electrónica de barrido del plexo coroideo. VS: vaso sanguíneo, PC: plexo coroideo, V: ventrículo.
(De Tissues and Organs: A Text-Atlas of Scanning Electron Microscopy, por Richard G. Kessel y Randy H. Kardon. Copyright © 1979 por W.H. Freeman and Co. Reproducido con permiso.)

En la figura 3.4d se presenta una vista sagital medial, ligeramente rotada, del sistema nervioso central, en la que se sólo se muestra el ventrículo lateral derecho (puesto que el ventrículo izquierdo se ha suprimido). El LCR se produce en el plexo coroideo de los ventrículos laterales y fluye hacia el tercer ventrículo. En éste se produce más LCR, que luego fluye a través del acueducto cerebral hacia el cuarto ventrículo, donde se producirá todavía más LCR. Éste sale del cuarto ventrículo por pequeñas aberturas que

ventrículo Una de las cavidades del interior del encéfalo, llena de líquido.

ventrículo lateral Uno de los dos ventrículos localizados en el centro del telencéfalo.

tercer ventrículo Ventrículo localizado en el centro del diencéfalo.

acueducto cerebral Un estrecho canal que conecta el tercer y el cuarto ventrículo del encéfalo, localizado en el centro del mesencéfalo.

cuarto ventriculo Ventrículo localizado entre el cerebelo y la protuberancia dorsal, en el centro del metencéfalo.

plexo coroideo Tejido muy vascularizado que sobresale en el interior de los ventrículos y produce el líquido cefalorraquídeo.

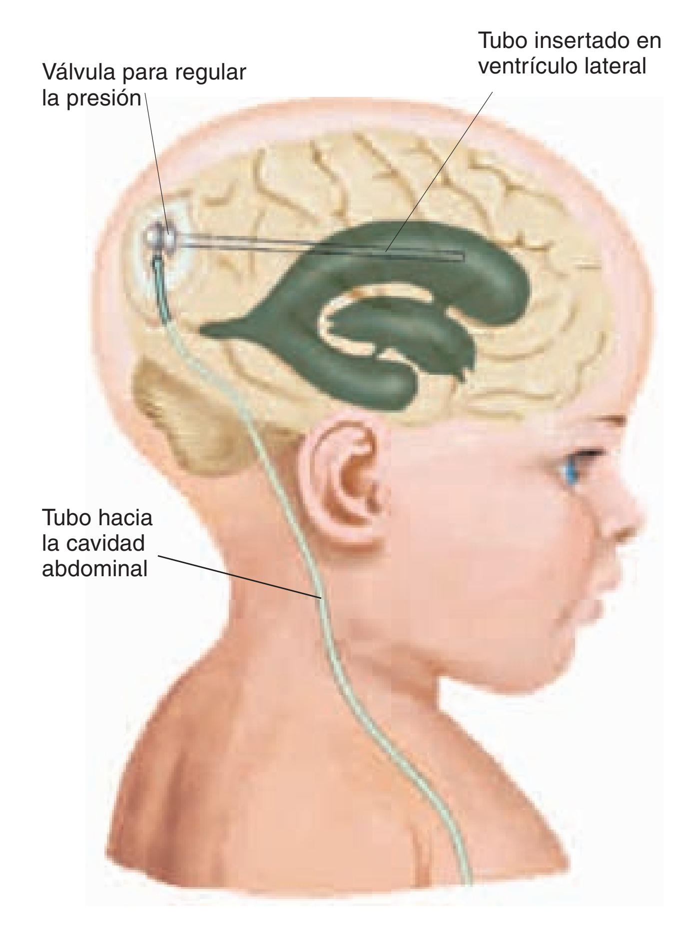


figura 3.6

Hidrocefalia en un niño. Un cirujano coloca una sonda de drenaje en un ventrículo lateral, lo que permite que el líquido cefalorraquídeo (LCR) fluya hacia la cavidad abdominal, dónde lo absorbe el torrente sanguíneo. Una válvula de presión regula el flujo del LCR a través de la derivación.

lo conectan con el espacio subaracnoideo, el cual rodea el encéfalo. El LCR circula después por todo el espacio subaracnoideo en torno al sistema nervioso central, desde donde es reabsorbido por el riego sanguíneo a través de los **gránulos aracnoideos**. Estas estructuras con forma de saco se proyectan hacia el **seno longitudinal superior**, un vaso sanguíneo que descarga en las venas que irrigan el encéfalo (véase la ***figura 3.4d*** y la ***Animación 3.1: Meninges y LCR***).

Para saber más sobre las meninges y el LCR, véase el CD interactivo.

En ocasiones, el flujo de LCR se interrumpe en algún punto de su vía de circulación. Por ejemplo, un tumor que crece en el mesencéfalo puede oprimir el acueducto cerebral, bloqueando el flujo de LCR; o un niño puede nacer con un acueducto cerebral que sea demasiado estrecho para permitir un flujo normal. Esta oclusión lleva a un gran aumento de la presión en el interior de los ventrículos, dado que el plexo coroideo continúa produciendo LCR. Las paredes de los ventrículos se expanden entonces y provocan un cuadro clínico conocido como **hidrocefalia obstructiva** (*hidrocefalia* significa literalmente «agua en la cabeza»). Si la obstrucción persiste y no se hace nada para invertir el aumento de la presión intracerebral, los vasos sanguíneos llegarán a ocluirse, lo cual puede producir una lesión cerebral permanente —y quizás mortal—. Por fortuna, normalmente los neurocirujanos pueden operar al paciente, taladrando el cráneo e insertando una sonda en uno de los ventrículos. Luego, la sonda se coloca bajo la piel y se conecta a una válvula, implantada en la cavidad abdominal, que reduce la presión. Cuando la presión de los ventrículos llega a ser excesiva, la válvula permite que el LCR fluya hacia el abdomen, donde finalmente es reabsorbido por el riego sanguíneo (véase la ***figura 3.6***).

gránulos aracnoideos Pequeñas proyecciones de la membrana aracnoides que atraviesan la duramadre y llegan al seno longitudinal superior; el LCR fluye a su través y es reabsorbido por el torrente sanguíneo.

seno longitudinal superior Seno venoso localizado en la línea media, justo dorsal al cuerpo calloso entre los dos hemisferios cerebrales.

hidrocefalia obstructiva Cuadro clínico en el que todos o alguno de los ventrículos cerebrales están dilatados; se debe a una obstrucción que impide el flujo normal de LCR.

resumen intermedio

Características básicas del sistema nervioso

Los anatomistas han adoptado una serie de términos para describir la localización de las partes del cuerpo. *Anterior* significa en dirección a la cabeza; *posterior*, en dirección a la cola; lateral, hacia un lado; *medial*, hacia el medio; *dorsal*, hacia la espalda y *ventral*, hacia la superficie frontal del cuerpo. En el caso específico del sistema nervioso, *rostral* significa hacia el rostro (o nariz u hocico) y *caudal*, hacia la cola. *Homolateral* se refiere a «mismo lado» y *contralateral* a «lado contrario». Una sección transversal (o frontal, en el caso del encéfalo) secciona el sistema nervioso en ángulo recto respecto al neuroeje; una sección horizontal lo corta en secciones paralelas al suelo, y una sección sagital lo hace de manera perpendicular al suelo, paralelo al neuroeje.

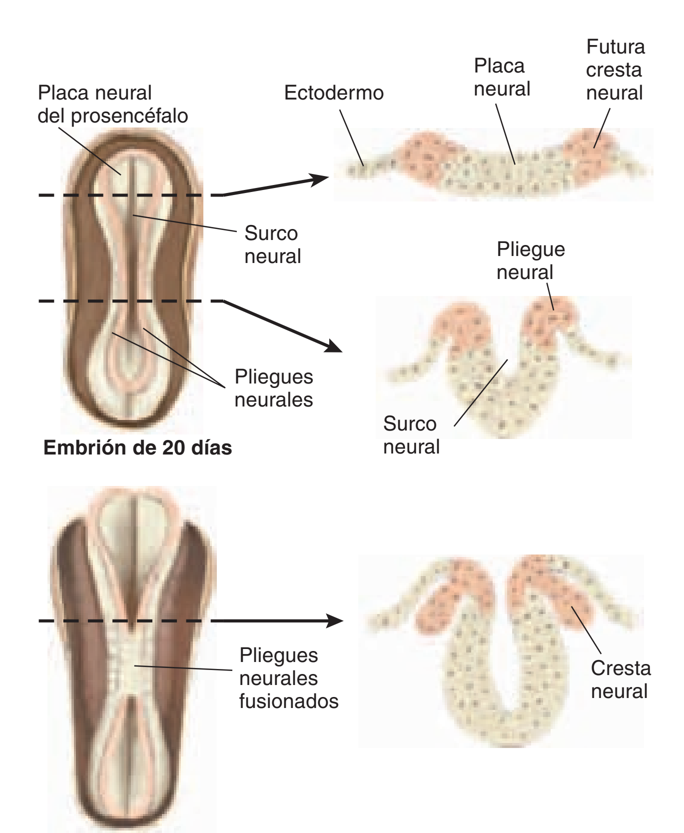
El sistema nervioso central está formado por el encéfalo y la médula espinal, y el sistema nervioso periférico por los nervios raquídeos y craneales así como los ganglios periféricos. El SNC está recubierto por las meninges: duramadre, aracnoides y piamadre. El espacio situado bajo la membrana aracnoides está lleno de líquido cefalorraquídeo, en el cual flota el encéfalo. El SNP está cubierto sólo por la duramadre y la piamadre. El líquido cefalorraquídeo se produce en el plexo coroideo de los ventrículos laterales y del tercer y cuarto ventrículos. Fluye desde los dos ventrículos laterales al tercer ventrículo; a través del acueducto cerebral al cuarto ventrículo, luego al espacio subaracnoideo y, finalmente, de vuelta al riego sanguíneo, a través de los gránulos aracnoideos. Si el flujo de LCR se bloquea debido a un tumor u otro tipo de obstrucción, la consecuencia es hidrocefalia: dilatación de los ventrículos y, consecuentemente, daño cerebral.

Sistema nervioso central

Aunque el encéfalo es sumamente complejo, entender las características básicas de su desarrollo facilita aprender y recordar la localización de sus estructuras más importantes. Con este propósito, se presentan aquí dichas características en el contexto del desarrollo del sistema nervioso central. Dos animaciones ayudarán a aprender y recordar la estructura del encéfalo. ***La animación 3.2: El encéfalo giratorio***, consiste precisamente en lo que indica su título: una ilustración tridimensional del encéfalo humano, que puede rotarse. Se puede escoger entre ver ciertas estructuras internas o ver regiones especializadas de la corteza cerebral. ***La animación 3.3: Secciones cerebrales***, tiene un contenido aún más amplio. Incluye dos conjuntos de fotografías de secciones del encéfalo humano, en los planos transversal (frontal) y horizontal. Al mover el cursor de

En el CD interactivo puede verse un encéfalo giratorio.

Para saber más sobre secciones cerebrales, véase el CD interactivo.



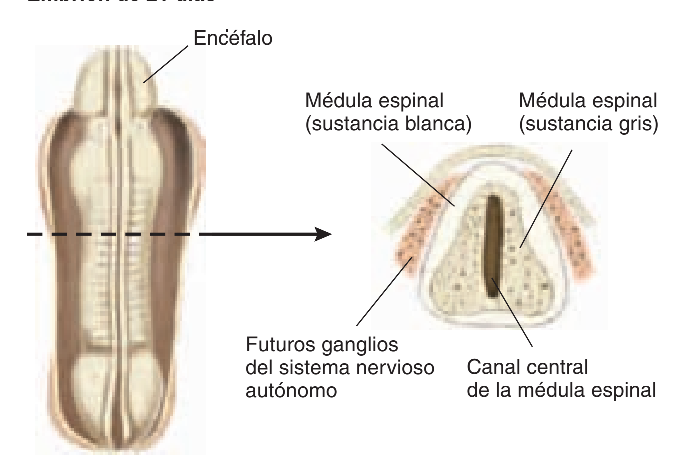


figura 3.7

La placa neural se convierte en el tubo neural, que se desarrolla formando el encéfalo y la médula espinal. *Izquierda*: vistas dorsales. *Derecha*: sección transversal en el nivel que indica la flecha de puntos.

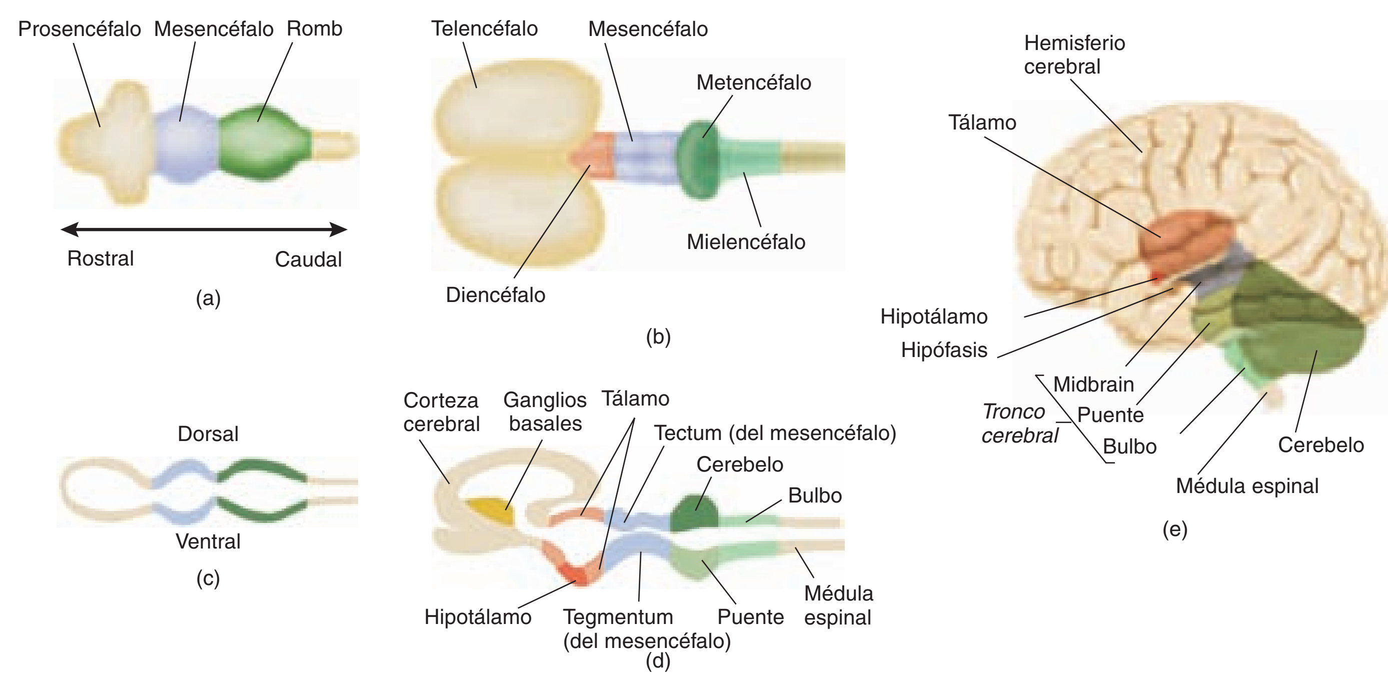


figura 3.8

Esquema del desarrollo del encéfalo en el que se muestra su relación con los ventrículos. (a) y (c) Desarrollo temprano. (b) y (d) Desarrollo posterior. (e) Vista lateral del lado izquierdo de un modelo semitransparente del encéfalo humano, donde puede verse el tronco cerebral, «alojado» dentro. Las regiones correspondientes están en el mismo color en cada figura.

un lado a otro de cada sección, se resaltan las regiones cerebrales y aparecen sus nombres. También pueden verse vistas ampliadas de las secciones y moverse a su alrededor, haciendo clic en ellas y arrastrándolas. Por último, el lector puede examinarse a sí mismo: el ordenador presenta nombres de regiones mostradas en cada sección, y hay que hacer clic en la región correcta.

Desarrollo del sistema nervioso central

El sistema nervioso central comienza siendo, en una etapa temprana del desarrollo embrionario, como un tubo hueco, y mantiene esta forma básica incluso después de haberse desarrollado completamente. Durante su desarrollo, ciertas partes del tubo se alargan, se forman curvaturas y pliegues y el tejido que rodea al tubo se engrosa hasta que el encéfalo adquiere su forma final.

Panorámica del desarrollo cerebral

El desarrollo del sistema nervioso empieza en torno al 18º día después de la concepción. Parte del ectodermo (la capa más externa) del dorso del embrión se hace más grueso y forma una placa. Los bordes de esta placa forman crestas que se frucen a lo largo de un eje longitudinal, siguiendo una dirección rostrocaudal. Al cabo de unos veintiún días esas crestas contactan y se fusionan formando un tubo —el **tubo neural**—, que da origen al encéfalo y la médula espinal. La parte superior de las crestas se separa del tubo neural y se convierte en ganglios del sistema nervioso neurovegetativo, descrito más adelante en este capítulo (véase la ***figura 3.7***).

A los veintiocho días de desarrollo, el tubo neural se ha cerrado y su extremo rostral se ha dividido en tres cámaras conectadas entre sí. Éstas se convierten en ventrículos, y el tejido que las rodea se convierte en las tres partes principales del encéfalo: el prosencéfalo, el mesencéfalo y el rombencéfalo (véanse las ***figuras 3.8a*** y ***3.8c***). Cuando avanza el desarrollo, la cámara rostral (el prosencéfalo) se divide en tres partes independientes, que se

tubo neural Tubo hueco, cerrado en el extremo rostral, formado a partir del tejido ectodermal en una etapa temprana del desarrollo: da origen del sistema nervioso central.

tabla 3.2

Subdivisiones anatómicas del encéfalo

DIVISIÓN PRINCIPAL	VENTRÍCULO	SUBDIVISIÓN	PRINCIPALES STRUCTURES
Prosencéfalo	Lateral	Telencéfalo	Corteza cerebral
			Ganglios basales
			Sistema límbico
	Tercero	Diencéfalo	Tálamo
			Hipotálamo
Mesencéfalo	Acueducto Cerebral	Mesencéfalo	Tectum Tegmentum
Rombencéfalo	Cuarto	Metencéfalo	Cerebelo
			Protuberancia
		Mielencéfalo	Bulbo raquídeo

convierten en los dos ventrículos laterales y el tercer ventrículo. La región que rodea a los ventrículos laterales se convierte en el telencéfalo («encéfalo terminal»), y la que rodea al tercer ventrículo se convierte en el diencéfalo («interencéfalo») (véanse las, ***figuras 3.8b*** y ***3.8d***). Al adquirir su forma final, la cámara dentro del mesencéfalo («encéfalo medio») se hace más estrecha, formando el acueducto cerebral y se desarrollan dos estructuras en el rombencéfalo: el metencéfalo («encéfalo posterior») y el mielencéfalo («encéfalo medular») (véase la ***figura 3.8e***).

En la tabla 3.2 se resumen los términos que se acaban de presentar y se citan algunas de las principales estructuras que se encuentran en cada una de las partes del encéfalo. Los colores de la tabla se corresponden con los de la figura 3.8. Estas estructuras se describirán en el resto del capítulo (véase la **tabla 3.2**).

Particularidades del desarrollo del encéfalo

El desarrollo del encéfalo parte de un fino tubo y acaba en una estructura que pesa aproximadamente 1.400 g y consta de unos cien mil millones de células. ¿De dónde proceden estas células y qué es lo que controla su crecimiento?

Las células que revisten el interior del tubo neural —la **zona ventricular**— dan lugar a las del sistema nervioso central. Estas células se dividen, produciendo neuronas y neurogliocitos, que luego migran lejos del centro. A las diez semanas de la concepción, el encéfalo del feto humano mide aproximadamente 1,25 cm de largo y, en un plano transversal, es en su mayor parte un ventrículo —en otras palabras, espacio hueco—. A las 20 semanas, el encéfalo mide unos 5 cm de largo y presenta la forma básica del encéfalo maduro. En una sección transversal se aprecia más tejido cerebral que ventrículo.

Consideremos el desarrollo de la corteza cerebral, que se conoce en gran medida. *Corteza* significa «cubierta» y la **corteza cerebral**, de unos 3 mm de grosor, rodea los hemisferios cerebrales como la corteza de un árbol. Considerando el tamaño del cuerpo, la corteza cerebral es mayor en los seres humanos que en cualquier otra especie. Como se verá, los circuitos neurales de la corteza cerebral desempeñan un papel fundamental en la cognición y el control del movimiento.

Una de los medios empleados por los investigadores para estudiar el desarrollo del encéfalo consiste en estudios de marcado. Para realizarlos, los científicos inyectan a animales preñados una sustancia radioactiva que se incorpora a las células que están en proceso de división. Por lo tanto, sólo las células que se han originado en el momento de la inyección contienen el marcador radioactivo. Luego, los

zona ventricular Capa de células que recubre el interior del tubo neural; contiene células precursoras que se dividen y dan lugar a las células del sistema nervioso central.

corteza cerebral La capa más externa de sustancia gris de los hemisferios cerebrales.

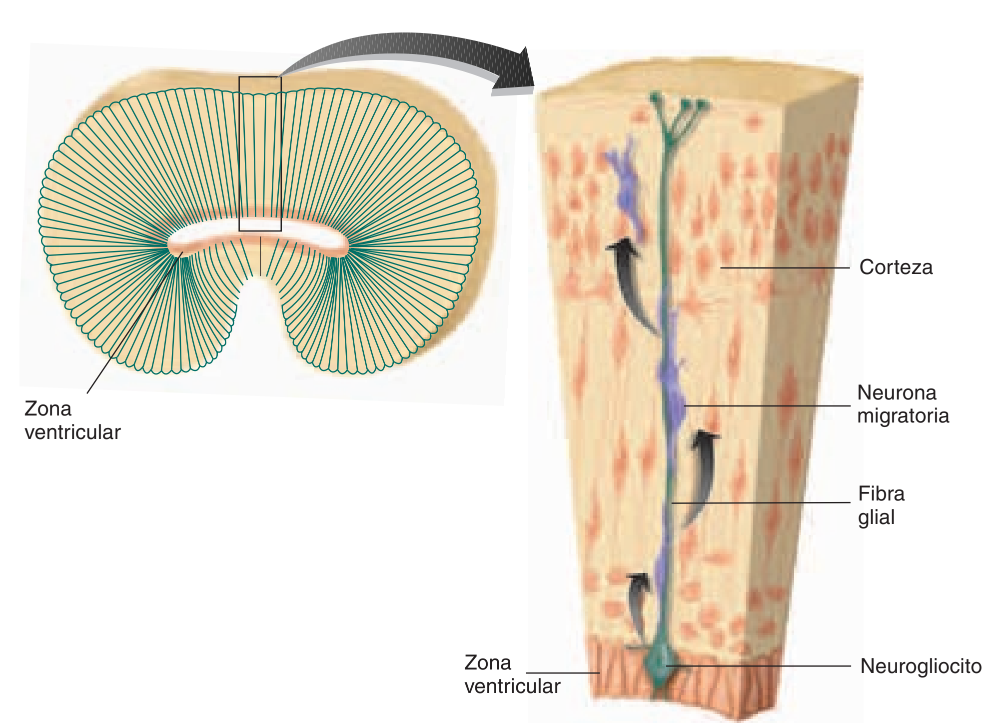


figura 3.9

Sección transversal del sistema nervioso en una fase temprana de su desarrollo. Los neurogliocitos radiales contribuyen a guiar la migración de las neuronas recién formadas.

(Adaptado de Rakic, P. A small step for the cell, a giant leap for mankind: A hypothesis of neocortical expansion during evolution. *Trends in Neuroscience*, 1995, 18, 383-388).

investigadores examinan el encéfalo de los fetos para ver dónde se localizan esas células. Estos estudios han revelado que la corteza cerebral se desarrolla de dentro hacia fuera. Esto es, las primeras células producidas por la zona ventricular migran a una corta distancia y establecen la primera capa. Las siguientes células atraviesan la primera capa y forman una segunda. Las últimas células producidas han de pasar a través de todas las originadas antes que ellas.

¿Qué guía a las neuronas a su sede definitiva? Rakic (1972, 1988) descubrió que una forma especifica de neurogliocito aporta vías que las neuronas siguen durante su migración. Estas células, los **neurogliocitos radiales**, extienden fibras radialmente hacia fuera de la zona ventricular, como los radios de una rueda. Estas fibras terminan en pies con forma de copa que se unen a la superficie de la corteza, y a medida que la corteza se hace más gruesa, las fibras crecen con ella.

Las células de la zona ventricular que dan lugar a neuronas son conocidas como **células precursoras** (o células madre). Durante la primera fase del desarrollo las células precursoras se dividen, produciendo nuevas células precursoras y aumentando el tamaño de la zona ventricular. Esta fase se denomina **división simétrica**, ya que la división de cada célula precursora da lugar a dos células idénticas. Luego, siete semanas después de la concepción, las células precursoras reciben una señal para iniciar un período de **división asimétrica**. Durante dicha fase, las células precursoras se dividen asimétricamente, produciendo otra célula fundadora, que permanece en el mismo lugar, y una neurona, que se desplaza hacia la corteza cerebral, guiada por la fibra de un neurogliocito radial. Las neuronas se desplazan lentamente por las fibras radiales como amebas, abriéndose paso entre neuronas que se originaron antes, y por último se instalan en su sede definitiva (véase la ***figura 3.9***).

El período de división asimétrica dura unos tres meses. Puesto que la corteza cerebral humana contiene unos cien mil millones de neuronas, en un día determinado hay más o menos mil millones que migran a lo largo de las fibras neurogliales radiales. La ruta de migración de las primeras neuronas es la más corta y dura alrededor de un día. Las últimas neuronas han de recorrer la distancia más larga, ya que la corteza se ha engrosado para entonces. Su migración lleva unas dos semanas. El final del desarrollo cortical ocurre cuando las células precursoras reciben una señal química que les provoca la muerte —fenómeno conocido como

neurogliocito radial Tipo especial de neuroglia con fibras que crece radialmente hacia fuera de la zona ventricular hasta la superficie de la corteza; sirve de guía a las neuronas que migran hacia el exterior durante el desarrollo del encéfalo.

células precursoras Células de la zona ventricular que se dividen y dan origen a las células del sistema nervioso central.

división simétrica División de una célula precursora que origina dos células precursoras idénticas; aumenta el tamaño de la zona ventricular y, por lo tanto, del encéfalo que se desarrolla a partir de él.

división asimétrica División de una célula precursora que origina otra célula precursora y una neurona, la cual migra fuera de la zona ventricular hacia su sede definitiva en el encéfalo.

apoptosis (literalmente, «desaparición»)—. Moléculas de la sustancia química que transmite esta señal se unen a receptores que activan a genes mortíferos dentro de las células. (Todas las células tienen dichos genes, pero sólo algunas responden a las señales químicas que los estimulan).

Una vez que las neuronas han migrado hacia su sede final, empiezan a establecer conexiones con otras neuronas. Desarrollan dendritas, que reciben los botones terminales de los axones de otras neuronas, y desarrollan su propio axón. El crecimiento de los axones está guiado por factores físicos y químicos. Cuando los extremos en crecimiento de los axones (los *conos de crecimiento*) llegan a la célula sobre la que van a actuar emiten numerosas ramificaciones. Cada una de ellas encuentra un lugar vacante en la membrana del tipo apropiado de célula postsináptica, desarrolla un botón terminal y establece una conexión sináptica. Al parecer, diferentes tipos de células —o incluso diferentes partes de una sola neurona— segregan diferentes sustancias químicas, las cuales atraen a diferentes tipos de axones. (Benson, Colman y Huntley, 2001). Por supuesto, el establecimiento de una conexión sináptica también requiere la contribución de la neurona postsináptica; esta célula ha de aportar su parte de la sinapsis, incluyendo los receptores postsinápticos. Precisamente en la actualidad se están descubriendo cuáles son las señales químicas que intercambian las neuronas para acordar establecer estas conexiones.

La zona ventricular origina muchas más neuronas de las necesarias. De hecho, estas neuronas ha de competir por su supervivencia. Los axones de aproximadamente el 50 por ciento de esas neuronas no encuentran células postsinápticas disponibles del tipo adecuado con las que formar conexiones sinápticas, así que mueren por apoptosis. Este fenómeno implica asimismo a una señal química; cuando una neurona presináptica establece conexiones sinápticas, recibe una señal de la célula postsináptica, señal que le permite sobrevivir. Las neuronas que llegan demasiado tarde no encuentran un espacio disponible y, por lo tanto, no reciben esta señal vital. Este plan podría parecer antieconómico, pero, al parecer, el proceso evolutivo encontró que la estrategia más segura era producir una cantidad excesiva de neuronas y dejar que compitieran por establecer conexiones sinápticas, en vez de intentar producir exactamente el número justo de cada tipo de neurona.

Como se verá más adelante en este capítulo, diferentes regiones de la corteza cerebral llevan a cabo funciones especializadas. Unas reciben y analizan información visual, otras reciben y analizan información auditiva, otras controlan el movimiento de los músculos, etc. Por lo tanto, las distintas regiones reciben diferentes aferencias, contienen diferentes tipos de circuitos neurales y tienen diferentes eferencias. ¿Qué factores controlan este patrón de desarrollo?

Sin lugar a dudas, parte de esta especialización está programada genéticamente. Las neuronas producidas por la división asimétrica de una célula precursora determinada siguen todas una fibra de un neurogliocito radial concreto, de modo que finalizan en algún lugar de una columna individual que se extiende hacia fuera desde la zona ventricular. Así pues, si las células precursoras de diferentes regiones de la zona ventricular son diferentes, las neuronas que producen reflejarán tales diferencias.

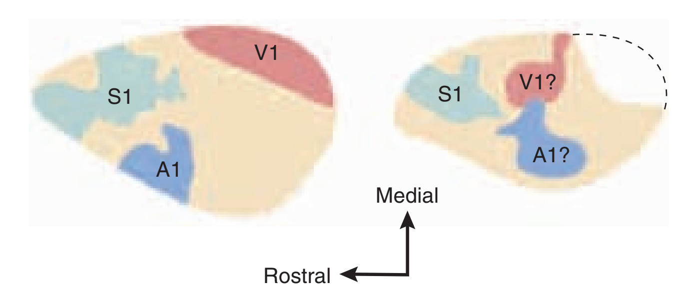


figura 3.10

Áreas visual, auditiva y somatosensorial de la corteza cerebral de la zarigüeya (*Monodelphis domestica*), dibujadas como si fueran aplanadas. La extirpación de la región que normalmente se convierte en corteza visual en una fase temprana del desarrollo cortical hizo que las áreas sensoriales se desarrollaran en nuevas sedes, de menor tamaño.

(Adaptado de Krubitzer, L. en Brain and Mind: *Evolutionary Perspectives*, editado por M.S. Gazzaniga y J.S. Altmann. Strasbourg, Francia: Human Frontier Science Program, 1998.

Hay experimentos que sugieren que la especialización de una región particular de la corteza cerebral puede también ser inducida por los axones que le aportan aferencias. Por ejemplo, Krubitzer y sus colegas (véase Krubitzer, 1998) extirparon parte de la corteza cerebral de una zarigüeya en una fase temprana del desarrollo, antes de que la corteza hubiera recibido aferencias desde el tálamo. (Como se verá más adelante en este capítulo, el tálamo es una estructura localizada en la profundidad del encéfalo. Grupos concretos de neuronas tálamicas envían axones a regiones concretas de la corteza cerebral, aportando información procedente de los órganos de los sentidos.) Los investigadores utilizaron zarigüeyas porque cuando nacen se hallan en una fase temprana del desarrollo cerebral. Tras completarse el desarrollo cerebral, los experimentadores usaron microelectrodos para registrar la actividad de neuronas de diversas regiones de la corteza y examinaron al microscopio sus circuitos neurales. Encontraron que la extensión de las regiones especializadas era distinta de la observada en un encéfalo normal: se hallaban todas las regiones, pero comprimidas en el espacio disponible. Así pues, parecía que el crecimiento de axones desde regiones concretas del tálamo a regiones concretas de la corteza cerebral afectaba al desarrollo de las regiones corticales que inervaban (véase la ***figura 3.10***).

apoptosis Muerte de una célula causada por una señal química que activa un mecanismo genético en el interior de la célula.

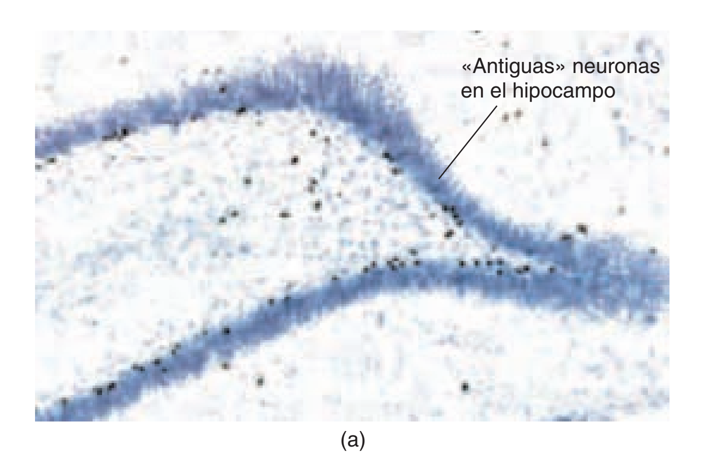
La experiencia también afecta al desarrollo cerebral. Por ejemplo, el hecho de que cada ojo capte una imagen ligeramente distinta del mundo proporciona una clave para percibir la profundidad (Poggio y Poggio, 1984). Esta es la forma de percepción de la profundidad, *estereopsia* («aspecto sólido» que da un estereoscopio o una película en tres dimensiones. Los circuitos neurales concretos necesarios para la estereopsia, localizados en la corteza cerebral, no se desarrollarán a menos que el bebé tenga la experiencia de ver objetos con ambos ojos durante un período crítico, en una fase temprana de la vida. Si los ojos del bebé no se mueven al mismo tiempo de la manera adecuada —si no se dirigen al mismo lugar del entorno (es decir, si se «cruzan»)—, el niño nunca desarrollará la visión estereoscópica, incluso si los movimientos oculares se corrijen más tarde mediante cirugía de los músculos oculares. Este período crítico ocurre en algún momento entre el año y los tres años de edad (Banks, Aslin y Letson, 1975). Se han estudiado fenómenos semejantes en animales de laboratorio, mediante los que se ha confirmado que las aferencias sensoriales afectan a las conexiones que se establecen entre las neuronas corticales.

Hay datos que indican que incluso en el encéfalo adulto puede darse cierta modificación de los circuitos neurales («recableado» neural). Por ejemplo, después de que se le haya amputado el brazo a una persona, la región de la corteza cerebral que antes analizaba la información sensorial procedente del miembro amputado comienza pronto a analizar información procedente de regiones adyacentes del cuerpo, como el muñón del brazo, el tronco o la cara. De hecho, la persona se vuelve más sensible a los estímulos táctiles en estas regiones después de que se hayan producido cambios en la corteza (Elbert y cols., 1994; Kew y cols., 1994; Yang y cols., 1994). Y lo que es más, los músicos que tocan instrumentos de cuerda tienen más desarrollada la región cortical dedicada al análisis de información sensorial que proviene de los dedos de la mano izquierda (la que usan para pulsar las cuerdas); asimismo, cuando una persona ciega que sabe leer *Braille* toca objetos con las yemas de los dedos, se activa una determinada región, expandida, de la corteza cerebral, (Elbert y cols., 1995; Sadato y cols., 1996).

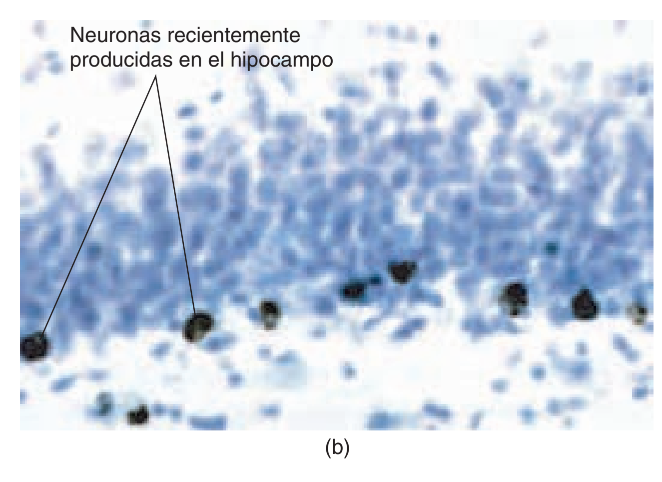
Durante muchos años los investigadores han pensado que la *neurogénesis* (producción de nuevas neuronas) no ocurre en el encéfalo completamente desarrollado. Sin embargo, estudios recientes han demostrado que estaban equivocados —el encéfalo adulto contiene algunos hemocitoblastos (similares a las células precursoras que dan lugar a las células del encéfalo en desarrollo) que pueden dividirse y producir neuronas—. Las células recientemente producidas se detectan administrando una pequeña cantidad de una forma radioactiva de una de las bases de nucleótidos que utilizan las células para producir el ADN necesario para la neurogénesis. Al día siguiente se extirpan los encéfalos de los animales y se examinan, mediante métodos descritos en el capítulo 5. Tales estudios han encontrado pruebas de que se da neurogenésis en el encéfalo adulto. (Cameron y McKay, 2001) (véase la ***figura 3.11***). No obstante, aunque el encéfalo maduro puede producir nuevas neuronas, todavía no hay datos que indiquen que estas neuronas pueden establecer conexiones para reemplazar los circuitos neurales que han sido destruidos por lesión, accidente cerebrovascular o enfermedad (Homer y Gage, 2000).

Evolución del encéfalo humano

El encéfalo de los primeros vertebrados era más pequeño que el de los animales que le sucedieron, y también más sencillo. El proceso evolutivo desembocó en cambios genéticos que fueron responsables del desarrollo de encéfalos más complejos, con más partes y más interconexiones. Un factor importante en la evolución de encéfalos más complejos es la duplicación genética (Allman, 1999). Como señaló



(a)



(b)

figura 3.11

Evidencia de neurogénesis. (a) Sección a través de una parte del hipocampo, mostrando células que contienen ADN marcado con un nucleótido radioactivo. (b) Vista amplificada de parte de la misma sección.

(De Cameron, H.A. y McKay, R.D.G. *Journal of Comparative Neurology*, 2001, 435, 406-417. Con autorización).



figura 3.12

Rombómeros. Microfotografía electrónica de barrido de la superficie dorsal de un embrión de pollo. Los rombómeros se ven como una serie de segmentos marcados por abultamientos y hendiduras. Parece ser que cada rombómero está producido por un gen control, duplicado y mutado.
(De Keynes, R., y Lumsden, A. Segmentation and the origin of regional diversity in the vertebrate central nervous system. *Neuron*, 1990, 4, 1-19. Reproducido con autorización.)

Lewis (1992), la mayoría de los genes que tiene una especie realizan funciones importantes. Si una mutación provoca que uno de estos genes haga algo nuevo, quizá se perderá la función anterior y puede que el animal no sobreviva. Sin embargo, los genetistas han descubierto que a veces los genes pueden duplicarse a sí mismos, y la duplicación se transmite a la descendencia del organismo. Esto significa que los animales tienen un gen para llevar a cabo las funciones importantes y otro para «experimentar» con él. Si se da una mutación del gen adicional, el gen antiguo sigue existiendo y su importante función se sigue realizando.

Investigaciones con diversas especies, desde moscas de la fruta a mamíferos, han revelado que la evolución de cuerpos y encéfalos más complejos implica duplicación y modificación de genes —en concreto, *genes maestro*, los cuales controlan la actividad de conjuntos de otros genes que están activos durante el desarrollo—. Por ejemplo, el cerebro posterior de los vertebrados está compuesto por unos seis u ocho segmentos, llamados *rombómeros* (segmentos del *rombencéfalo*, estructura que da lugar al metencéfalo y al mielencéfalo). Parece que el desarrollo de cada rombómero está controlado por un gen maestro diferente. A lo largo de la evolución del encéfalo de los vertebrados, el gen original se duplicó varias veces y luego se modificó (véase la ***figura 3.12***).

Como se vio en el capítulo 1, aplicando la corrección correspondiente al tamaño corporal, el encéfalo humano resulta ser mayor que el de cualquier otro gran animal —más de tres veces mayor que el de un chimpancé, nuestro pariente más cercano—. ¿Qué tipos de cambios genéticos se requieren para producir un encéfalo grande? Considerando el hecho de que la diferencia entre los genes del ser humano y el chimpancé es sólo del 1,2 por ciento, la cantidad de genes responsables de las diferencias entre el encéfalo del chimpancé y el del ser humano ha de ser pequeña. Al fin y al cabo, sólo se dedica al desarrollo cerebral un pequeño porcentaje de este 1,2 por ciento. De hecho, Rakic (1988) sugiere que las diferencias de tamaño entre estos dos encéfalos pueden deberse a un proceso muy sencillo.

Como se acaba de ver, el tamaño de la zona ventricular aumenta durante la división simétrica de las células precursoras que se localizan allí. El tamaño final del encéfalo está determinado por el de la zona ventricular. Según señala Rakic, cada división simétrica dobla el número de células precursoras, y por lo tanto dobla el tamaño del encéfalo. El encéfalo humano es diez veces mayor que el del macaco de la India. Así pues, la diferencia de tamaño de ambos encéfalos podría explicarse por tres o cuatro divisiones simétricas adicionales de células precursoras. En realidad, la fase de división simétrica dura unos dos días más en los seres humanos, lo que da tiempo suficiente para tres divisiones más. El período de división asimétrica es asimismo más largo; ésto justifica que la corteza humana sea un 15 por ciento más gruesa. Así pues, el aplazamiento de la finalización de los períodos simétrico y asimétrico del desarrollo podría ser la razón del aumento de tamaño del encéfalo humano. Unas cuantas simples mutaciones de los genes que controlan el ritmo del desarrollo cerebral podrían ser responsables de esta dilación.

Prosencéfalo

Como se ha visto, el **prosencéfalo** rodea el extremo rostral del tubo neural. Sus dos componentes principales son el telencéfalo y el diencéfalo.

Telencéfalo

El telencéfalo incluye la mayor parte de los dos hemisferios cerebrales simétricos que componen el encéfalo. Los **hemisferios cerebrales** están cubiertos por la corteza

prosencéfalo La más rostral de las tres divisiones principales del encéfalo; incluye el telencéfalo y el diencéfalo.

hemisferio cerebral Una de las dos mitades principales del prosencéfalo, recubierto por la corteza cerebral.

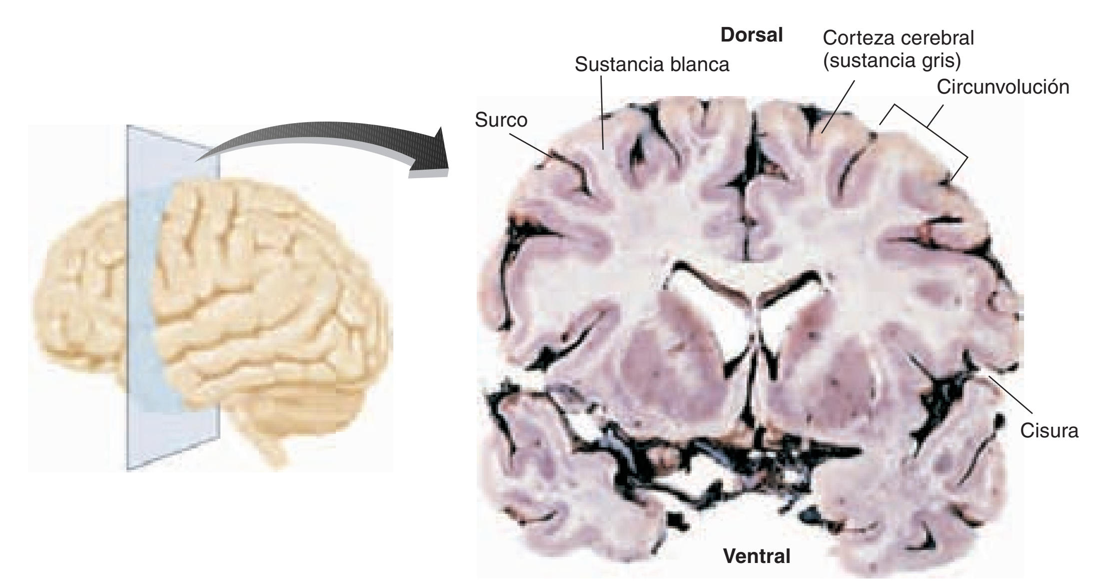


figura 3.13

Sección de un encéfalo humano donde pueden verse las cisuras, las circunvoluciones y las capas de corteza cerebral que hay debajo de estas circunvoluciones.

cerebral y contienen el sistema límbico y los ganglios basales. Estos dos últimos grupos de estructuras se localizan principalmente en las **regiones subcorticales** del encéfalo —las situadas por debajo de la corteza cerebral, en la profundidad del cerebro—.

Corteza cerebral Como se ha visto en la sección previa, la corteza cerebral rodea a los hemisferios cerebrales como la corteza a un árbol. En la especie humana, la corteza cerebral está muy plegada; estos pliegues, formados por **surcos** (pequeñas hendiduras), **cisuras** —a veces llamadas fisuras— (profundas hendiduras) **y circunvoluciones** (abultamientos localizados entre dos surcos o cisuras adyacentes), aumentan considerablemente su superficie, si se compara con la de un encéfalo liso del mismo tamaño. De hecho, dos tercios de la superficie de la corteza se hallan ocultos entre las hendiduras; por ello, la existencia de circunvoluciones y surcos triplica el área de la corteza cerebral. Su superficie total es de aproximadamente 2.360 cm^2 y su grosor de unos 3 mm. La corteza cerebral consiste en su mayor parte en neurogliocitos y en los cuerpos celulares, dendritas y axones de interconexión de las neuronas. Dado que predominan los cuerpos celulares, que confieren un color marrón grisáceo a la corteza, ésta se denomina también sustancia gris (véase la ***figura 3.13***). Bajo la corteza cerebral discurren millones de axones que conectan las neuronas corticales con las localizadas en otras partes del encéfalo. La alta concentración de mielina da a este tejido un aspecto de color blanco opaco —de ahí que se denomine sustancia blanca—.

Tres áreas de la corteza cerebral reciben información de los órganos sensoriales: la **corteza visual primaria**, que recibe información visual, se localiza en la parte posterior del encéfalo, en la superficie interna de los hemisferios cerebrales —principalmente en los bordes superior e inferior de la **cisura calcarina**. (*Calcarina* significa «en forma de espuela» (véase la ***figura 3.14***). La **corteza auditiva primaria**, que recibe información auditiva, se localiza en la superficie inferior de una profunda cisura de la cara lateral del encéfalo —la **cisura lateral**— (véase el recuadro de la ***figura 3.14***). La **corteza somatosensorial primaria**, una franja vertical de corteza situada en una zona inmediatamente caudal al **surco central**, recibe información de los sentidos somáticos. Tal como muestra la figura 3.14, diferentes regiones de la corteza somatosensorial primaria reciben información de diferentes regiones del cuerpo. Además, la base de la corteza somatosensorial y

región subcortical Región localizada dentro del encéfalo, debajo de la superficie cortical.

surco Hendidura en la superficie del hemisferio cerebral, más pequeña que una cisura.

cisura Hendidura principal en la superficie del encéfalo, mayor que un surco.

circunvolución Abultamiento de la corteza de los hemisferios cerebrales, separada por surcos o cisuras.

corteza visual primaria Región del lóbulo occipital posterior cuyas aferencias principales proceden del sistema visual.

cisura calcarina Cisura localizada en el lóbulo occipital, en la cara medial del encéfalo; la mayor parte de la corteza visual primaria se localiza a lo largo de sus bordes superior e inferior.

corteza auditiva primaria Región del lóbulo temporal superior cuyas aferencias principales proceden del sistema auditivo.

cisura lateral Cisura que separa el lóbulo temporal de los lóbulos frontal y parietal, situados encima.

corteza somatosensorial primaria Región del lóbulo parietal anterior cuyas aferencias principales proceden del sistema somatosensorial.

surco central Surco que separa el lóbulo frontal del lóbulo parietal.

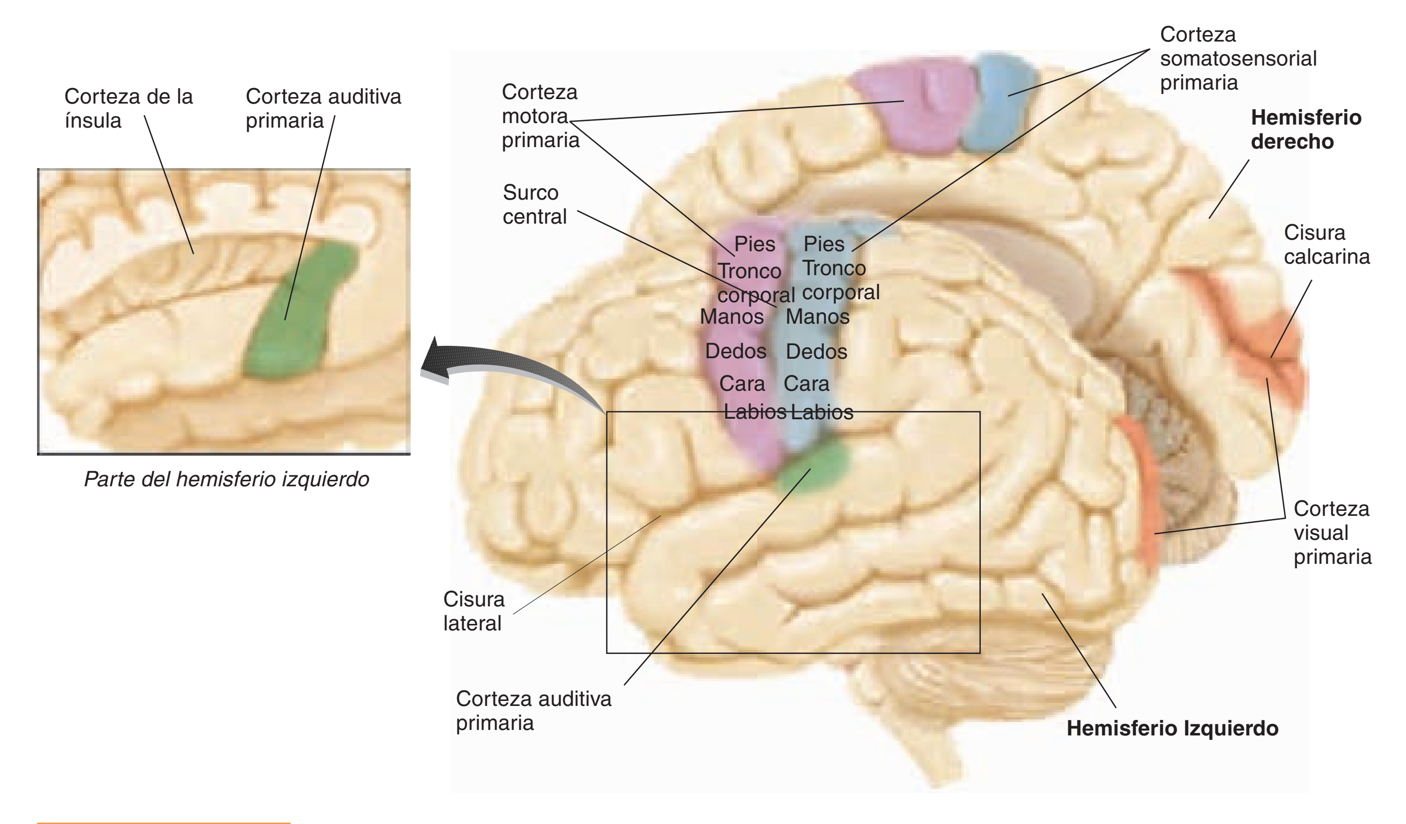


figura 3.14

Vista lateral del lado izquierdo de un encéfalo humano y parte de la superficie interna del lado derecho. En el recuadro se muestra una incisión en una parte del lóbulo frontal del hemisferio izquierdo, lo cual permite ver la corteza auditiva primaria en la superficie dorsal del lóbulo temporal, que forma el borde ventral de la cisura lateral.

una región de la **corteza insular,** oculta tras los lóbulos frontal y temporal, reciben información relacionada con el gusto (véase la ***figura 3.14***).

Excepto los mensajes olfativos y gustativos (de sabor), la información sensorial del cuerpo o del entorno se envía a la corteza sensorial primaria del hemisferio contralateral. Así pues, la corteza somatosensorial. primaria del hemisferio izquierdo recibe información de lo que está sosteniendo la mano derecha; la corteza visual primaria izquierda, de lo que ocurre a la derecha de la persona; y así sucesivamente.

La región de la corteza cerebral que está implicada más directamente en el control del movimiento es la **corteza motora primaria**, localizada justo por delante de la corteza somatosensorial primaria. Las neuronas de diferentes partes de la corteza motora primaria se conectan con los músculos de diferentes partes del cuerpo. Las conexiones, al igual que las de las regiones sensoriales de la corteza cerebral, son contralaterales: la corteza motora primaria izquierda controla la parte derecha del cuerpo y viceversa. Por lo tanto, si un cirujano coloca un electrodo en la superficie de la corteza motora primaria y estimula con una débil corriente eléctrica a las neuronas que hay allí, el resultado será un movimiento de una determinada parte del cuerpo. Desplazar el electrodo a un punto diferente hará que se mueva otra parte del cuerpo (véase la ***figura 3.14***). Nos gusta imaginar que la franja de la corteza motora primaria es como el teclado de un piano, en el que cada tecla controla un movimiento diferente. (Dentro de poco se verá quién es el «pianista»).

Las regiones de corteza sensorial y motora primarias sólo ocupan una pequeña parte de la corteza cerebral. El resto de la corteza cerebral lleva a cabo lo que sucede entre la sensación y la acción: percibir, aprender y recordar, planificar y actuar. Estos procesos tienen lugar en las *áreas de asociación* de la corteza cerebral. El surco central representa una importante línea divisoria entre las regiones rostral y caudal de la corteza cerebral (véase la

corteza insular Región hundida de la corteza cerebral, que está cubierta por la zona superior rostral del lóbulo temporal y la inferior caudal del lóbulo frontal.

corteza motora primaria Región del lóbulo frontal posterior que contiene neuronas que controlan el movimiento de los músculos esqueléticos.

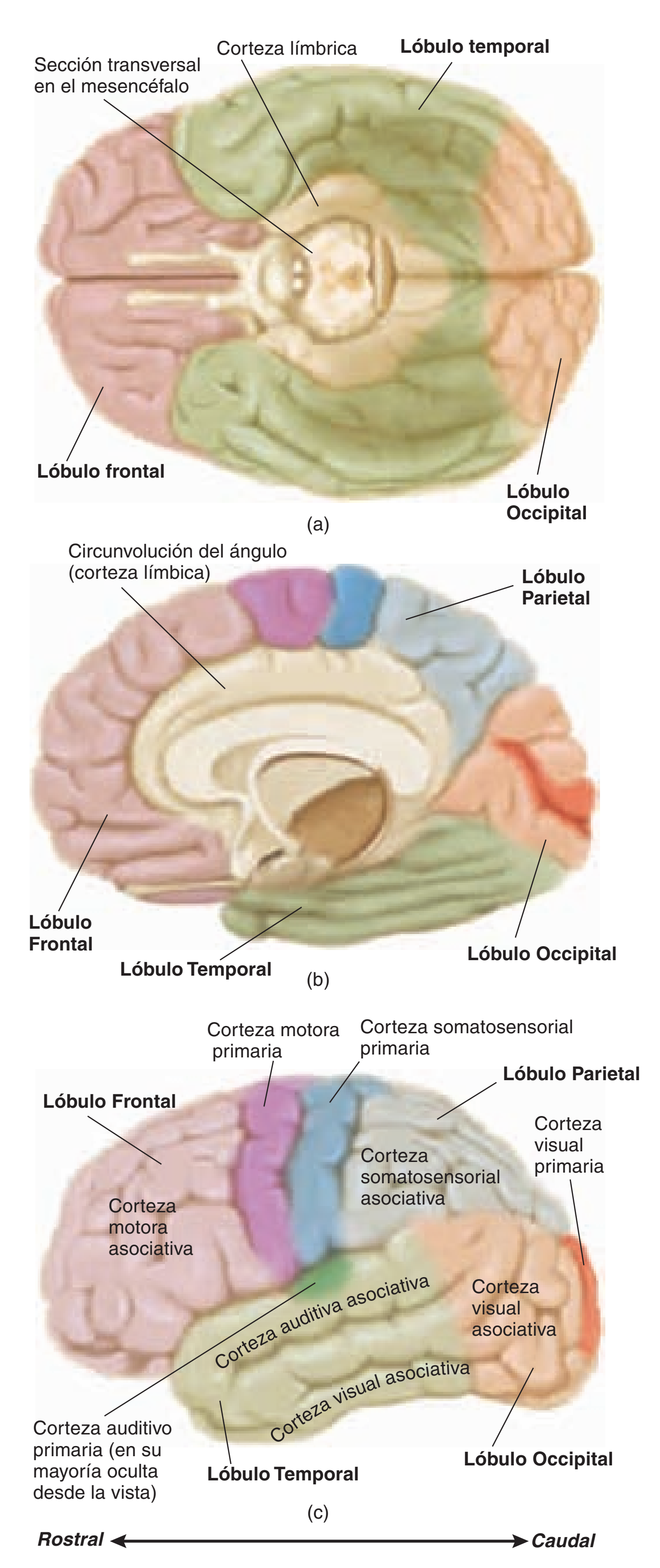


figura 3.15

Los cuatro lóbulos de la corteza cerebral, la corteza sensorial primaria y la corteza de asociación. (a) Vista ventral desde la base del encéfalo. (b) Vista sagital medial, con el cerebelo y el tronco cerebral extirpados. (c) Vista lateral.

figura 3.14). La región rostral está implicada en actividades relacionadas con el movimiento, como planificar y ejecutar la conducta. La región caudal está involucrada en la percepción y el aprendizaje.

Analizar las diversas regiones de la corteza cerebral es más fácil si podemos darles un nombre. De hecho, la corteza cerebral se divide en cuatro áreas, o *lóbulos*, que reciben el nombre del hueso del cráneo que los cubre: lóbulo frontal, lóbulo parietal, lóbulo temporal y lóbulo occipital. Claro está que el encéfalo tiene dos lóbulos de cada, uno en cada hemisferio. El **lóbulo frontal** (el del «frente») incluye todo lo situado delante del surco central. El **lóbulo parietal** (el de la «pared») se localiza en la parte lateral del hemisferio cerebral, justo detrás del surco central, caudal al lóbulo frontal. **El lóbulo temporal** (el de la «sien») sobresale hacia delante desde la base del encéfalo, ventral a los lóbulos frontal y parietal. **El lóbulo occipital** (del latín ob, «detrás de» y caput, «cabeza») se sitúa en la parte más posterior del encéfalo, caudal a los lóbulos parietal y temporal. La figura 3.15 muestra estos lóbulos en tres vistas de los hemisferios cerebrales: una vista ventral (desde abajo), una vista sagital medial (desde la cara interna del hemisferio derecho después de extirpar el hemisferio izquierdo) y una vista lateral (véase la **figura 3.15**).

Cada área sensorial primaria de la corteza cerebral envía información a las regiones adyacentes, llamadas **corteza sensorial de asociación**. Circuitos de neuronas de la corteza sensorial de asociación analizan la información recibida desde la corteza sensorial primaria; la percepción se da aquí, y los recuerdos se almacenan aquí. Las regiones de la corteza sensorial de asociación localizadas más cerca de las áreas sensoriales primarias reciben información sólo de un sistema sensorial. Por ejemplo, la región más próxima a la corteza visual primaria analiza la información visual y almacena los recuerdos visuales. Las regiones de la corteza visual de asociación situadas lejos de las áreas sensoriales primarias reciben información de más de un sistema sensorial; por lo tanto, participan en varios tipos de percepciones y de memoria. Estas regiones hacen posible integrar información procedente de más de un sistema sensorial. Por ejemplo,

lóbulo frontal Zona anterior de la corteza cerebral, rostral al lóbulo parietal y dorsal al lóbulo temporal.

lóbulo parietal Región de la corteza cerebral, caudal al lóbulo frontal y dorsal al lóbulo temporal.

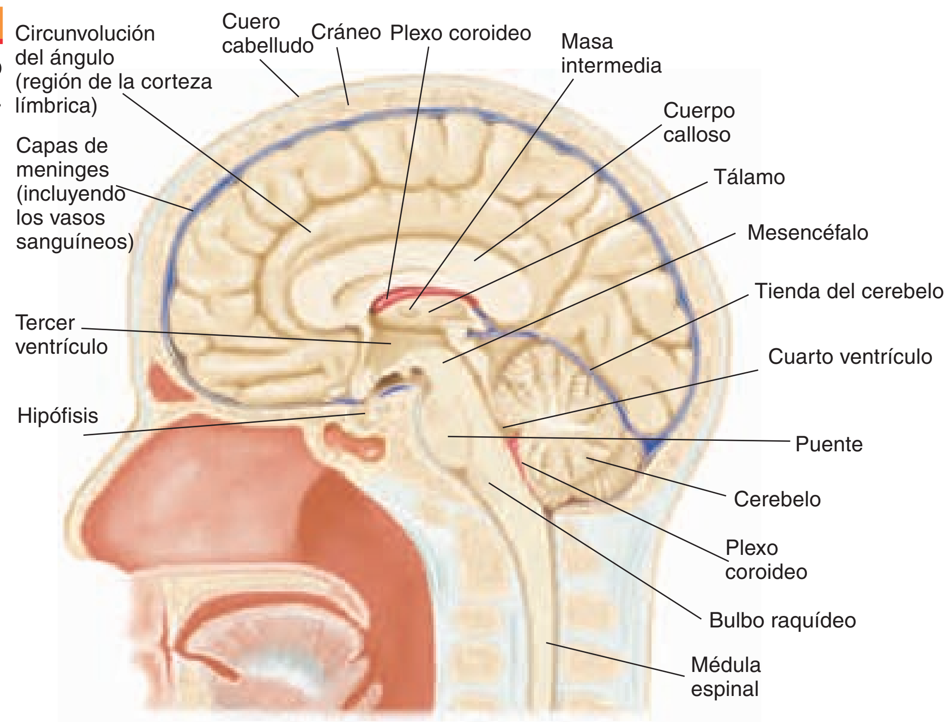
lóbulo temporal Región de la corteza cerebral, rostral al lóbulo occipital y ventral a los lóbulos parietal y frontal.

lóbulo occipital Región de la corteza cerebral, caudal a los lóbulos parietal y temporal.

corteza sensorial de asociación Regiones de la corteza cerebral que reciben información de las regiones de corteza sensorial primaria.

figura 3.16

Vista sagital medial del encéfalo y parte de la médula espinal.



permiten asociar la visión de un determinado rostro con el sonido de una voz determinada (véase la ***figura 3.15***).

Si una persona sufre una lesión en la corteza somatosensorial de asociación, sus déficits se relacionarán con las sensaciones somáticas y del entorno en general; por ejemplo, puede tener dificultades para percibir la forma de objetos que puede tocar pero no ver, quizás no pueda nombrar las partes del cuerpo (véase el caso descrito más adelante) o le resulte difícil dibujar mapas o interpretarlos. El daño de la corteza visual primaria causa ceguera. Sin embargo, aunque las personas que sufren una lesión en la corteza visual de asociación no se quedan ciegas, puede que sean incapaces de reconocer los objetos mediante la vista. Las personas con una lesión en la corteza auditiva de asociación pueden tener dificultades para percibir el habla o incluso para producir espontáneamente un discurso con significado. Quiénes tienen dañadas las regiones de corteza asociativa situada en la confluencia de los tres lóbulos posteriores, donde se integran las funciones somatosensorial, visual y auditiva, pueden tener dificultades para leer o escribir.

El Sr. M., conductor de autobús, paró para que una pasajera subiera a bordo. Ésta le preguntó algo y el Sr. M. se dio cuenta de repente de que no entendía lo que le estaba diciendo. Podía oirla, pero sus palabras no tenían sentido. Abrió la boca para responder. Emitió algunos sonidos, pero la cara de la mujer le dijo que ella no podía entender lo que estaba tratando de decirle. Paró el vehículo y mirando a los pasajeros trató de decirles que buscaran ayuda. Aunque no pudo decir nada, éstos comprendieron que algo iba mal y uno de ellos llamó a una ambulancia.

Una RM reveló que el Sr. M. había sufrido una hemorragia intracerebral —un tipo de accidente cerebrovascular provocado por la ruptura de vasos sanguíneos del encéfalo—. Este accidente le había dañado el lóbulo parietal izquierdo. El Sr. M. recuperó gradualmente su capacidad de hablar y de comprender el lenguaje de los demás, pero persistieron algunos déficits.

Un colega, el Dr. D., y yo estudiamos al Sr. M. varias semanas después de su apoplejía. La conversación fue más o menos así:

«Muéstreme su mano».

«Mi mano… mi mano». Mira sus brazos, luego toca su antebrazo izquierdo.

«Muéstreme su barbilla».

«Mi barbilla». Mira sus brazos, mira hacia abajo, pone la mano en el abdomen.

«Muéstreme su codo derecho».

«Mi… codo…» (señala a la derecha con su pulgar derecho) «derecho». Mira por arriba y por debajo su brazo derecho, y finalmente toca su hombro derecho.

Como puede verse, el Sr. M. podía entender que le estábamos pidiendo que señalara partes de su cuerpo y podía repetir el nombre de partes del cuerpo cuando se lo decíamos, pero no podía reconocer a qué parte del cuerpo se referían estos nombres. Este extraño déficit, que algunas veces sigue al daño del lóbulo parietal izquierdo, se llama *autotopoagnosia*, o «deficiente conocimiento de las partes del propio cuerpo». (Un término más adecuado sería

autotopoanomia, o «deficiente conocimiento de los nombres de las partes del propio cuerpo», pero hasta ahora nadie me ha pedido que elija el término). Los lóbulos parietales están relacionados con la percepción del espacio: el derecho básicamente con la del espacio externo; y el izquierdo, con la del propio cuerpo y el espacio personal. Se hablará más de trastornos de este tipo en el capítulo 15, que trata de los mecanismos cerebrales del lenguaje.

Así como las regiones de la corteza sensorial de asociación de la parte posterior del cerebro se relacionan con percibir y recordar, la corteza de asociación frontal se relaciona con planificar y ejecutar los movimientos. La **corteza motora de asociación** (también llamada *corteza premotora*) se sitúa en una zona inmediatamente rostral a la corteza motora primaria. Esta región controla la corteza motora primaria; de modo que controla directamente la conducta. Si la corteza motora primaria es el teclado del piano, la corteza motora de asociación es el pianista. El resto del lóbulo frontal, rostral a la corteza motora de asociación, se llama **corteza prefrontal**. Esta región del cerebro está menos implicada en el control del movimiento y más en la elaboración de planes y estrategias.

Aunque los dos hemisferios cerebrales colaboran uno con otro, no ejecutan las mismas funciones. Algunas funciones están *lateralizadas* —principalmente localizadas en uno de los lados del cerebro—. En líneas generales, el hemisferio izquierdo participa en el *análisis* de la información —extraer los elementos que conforman la globalidad de una experiencia—. Esta capacidad hace que el hemisferio izquierdo destaque en el reconocimiento de *acontecimientos seriales* —acontecimientos cuyos elementos ocurren uno tras otro— y en controlar secuencias de conducta. (En unas cuantas personas las funciones de los hemisferios izquierdo y derecho están invertidas). Las funciones seriales que realiza el hemisferio izquierdo incluyen actividades verbales, como hablar, comprender el habla de otras personas, leer y escribir. Estas capacidades son alteradas por la lesión de varias regiones del hemisferio izquierdo. (En el capítulo 15 se dirá más respecto al lenguaje y el cerebro).

En contraposición, el hemisferio derecho está especializado en *sintetizar*, destaca en unir elementos aislados con el fin de percibir las cosas como un todo. Por ejemplo, nuestra capacidad de dibujar bocetos (especialmente, de objetos tridimensionales), leer mapas y construir objetos complejos a partir de elementos más pequeños depende en gran medida de circuitos neuronales localizados en el hemisferio derecho. Su lesión altera dichas capacidades.

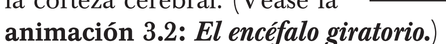
No somos conscientes de que los dos hemisferios perciben el mundo de manera diferente. Aunque los dos hemisferios cerebrales llevan a cabo funciones algo diferentes, nuestras percepciones y nuestros recuerdos están unificados. Esta unificación la realiza el **cuerpo calloso**, una amplia banda de axones que conecta partes correspondientes de la corteza de asociación de los hemisferios izquierdo y derecho. Los lóbulos temporales izquierdo y derecho están conectados, los lóbulos parietales izquierdo y derecho están conectados, y así sucesivamente. Por mediación del cuerpo calloso, cada región de la corteza de asociación sabe lo que está ocurriendo en la región correspondiente del lado opuesto del encéfalo.

La figura 3.16 muestra una visión *sagital medial* del encéfalo. El encéfalo (y parte de la médula espinal) se han seccionado siguiendo la línea media, dividiéndolos en dos mitades simétricas. La mitad izquierda se ha suprimido para que se pueda ver la cara interna de la mitad derecha. La corteza cerebral que cubre la mayor parte de la superficie de los hemisferios cerebrales (incluidos los lóbulos frontal, parietal, occipital y temporal) se denomina **neocorteza** (corteza «nueva», dado su origen evolutivo, relativamente reciente). Otro tipo de corteza cerebral, la **corteza límbica**), se localiza en torno al borde medial de los hemisferios cerebrales (limbus significa «borde»). También puede verse en esta figura la **circunvolución cingulada**, una importante región de la corteza límbica (véase la ***figura 3.16***). Además, si se vuelven a mirar los dos recuadros superiores de la figura 3.15 se podrá ver que la corteza límbica ocupa las regiones que no están coloreadas (véase de nuevo la ***figura 3.15***).

La figura 3.16 muestra también el cuerpo calloso. Para seccionar el encéfalo en sus dos mitades simétricas hay que hacer una sección a través de la línea media del cuerpo calloso. (Recuérdese que en capítulo 1 se describió la operación de cerebro dividido, en la que se secciona el cuerpo calloso.) (Véase la ***Figura 3.16.***)

Como se mencionó anteriormente, una de las animaciones del CD-ROM del capítulo 3 permite ver el encéfalo desde varios ángulos así como dónde se localizan las regiones especializadas de la corteza cerebral. (Véase la **animación 3.2: *El encéfalo giratorio.***)

Para saber más sobre este tema, véase el CD interactivo.



corteza motora de asociación Región del lóbulo frontal, rostral a la corteza motora primaria; también conocida como corteza promotora.

corteza prefrontal Región del lóbulo frontal, rostral a la corteza motora de asociación.

cuerpo calloso Amplio haz de axones que conecta entre sí regiones homólogas de la corteza de asociación de cada lado del encéfalo.

neocorteza La corteza filogenéticamente más nueva, que incluye la corteza sensorial primaria, la corteza motora primaria y la corteza de asociación.

corteza límbica Corteza filogenéticamente antigua, localizada en la cara medial («limbus») de los hemisferios cerebrales; parte del sistema límbico.

circunvolución cingulada Franja de corteza límbica que se sitúa a lo largo de. las paredes laterales de la hendidura que separa los hemisferios cerebrales, justo encima del cuerpo calloso.

■ **Sistema límbico** Un neuroanatomista, Papez (1937), sugirió que un conjunto de estructuras cerebrales interconectadas formaba un circuito cuya función primaria era controlar la motivación y la emoción. Este sistema incluía varias regiones de la corteza límbica (ya descrita) y una serie de estructuras interconectadas que rodean la zona nuclear del prosencéfalo. Un fisiólogo, MacLean (1949), amplió el sistema incluyendo otras estructuras y acuñó el término **sistema límbico**. Junto a la corteza límbica, los componentes más importantes del sistema límbico son el **hipocampo** («caballo de mar») y la **amígdala** («almendra»), localizados cerca del ventrículo lateral en el lóbulo temporal. El **fórnix** («arco») es un haz de axones que conecta el hipocampo con otras regiones del encéfalo, incluidos los **cuerpos mamilares** («con forma de mama»), pequeñas protuberancias situadas en la base del encéfalo que forman parte del hipotalámo (véase la ***figura 3.17***).

MacLean señaló que la evolución de este sistema, que incluye el tipo más primitivo y elemental de corteza cerebral, parece haber coincidido con el desarrollo de las respuestas emocionales. Como se verá en el capítulo 14, ahora se sabe que algunas regiones del sistema límbico (sobre todo, la formación hipocampal y la región de corteza límbica que la rodea) están implicadas en el aprendizaje y la memoria. La amígdala y ciertas regiones de la corteza límbica están relacionadas específicamente con las emociones: los sentimientos y las expresiones de emoción, los recuerdos de las emociones (la memoria emocional) y el reconocimiento de los signos de emoción en los demás.

■ **Ganglios basales** Los **ganglios basales** son un conjunto de núcleos subcorticales del prosencéfalo, que se sitúan bajo la parte anterior de los ventrículos laterales. Dichos **núcleos** son grupos de neuronas de forma similar. (La palabra *núcleo*, derivada del término griego para «nuez», puede referirse a la parte interna de un átomo, a la estructura de una célula que contiene los cromosomas o —como en este caso— a un conjunto de neuronas localizadas dentro del encéfalo.) Las principales partes de los ganglios basales son el *núcleo caudado* («núcleo con una cola»), el *putamen* («caparazón») y el *globo pálido* (véase la ***figura 3.18***). Los ganglios basales están implicados en el control del movimiento. Por ejemplo, la enfermedad de Parkinson se debe a la degeneración de ciertas neuronas localizadas en el mesencéfalo que envían axones al núcleo caudado y al putamen. Los síntomas de esta enfermedad son debilidad, temblores, rigidez de las extremidades, dificultades para mantener el equilibrio y para iniciar los movimientos (véase la ***figura 3.18***).

Diencéfalo

La segunda gran división del prosencéfalo, el **diencéfalo**, se localiza entre el telencéfalo y el mesencéfalo, rodeando el tercer ventrículo. Sus dos estructuras más

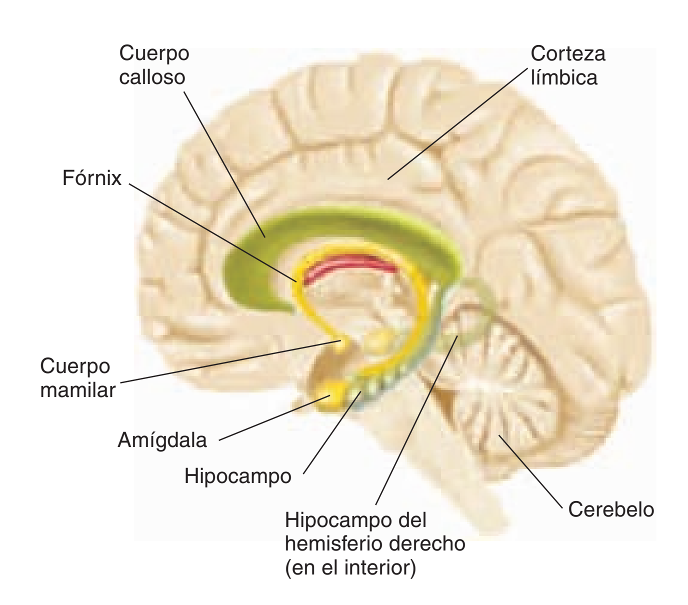


figura 3.17

Principales componentes del sistema límbico. Se ha extirpado todo el hemisferio izquierdo, excepto el sistema límbico.

sistema límbico Grupo de regiones cerebrales que incluye a los núcleos anteriores del tálamo, la amígdala, el hipocampo, la corteza límbica y partes del hipotálamo, así como a sus haces de fibras de conexión.

hipocampo Estructura prosencefálica del lóbulo temporal, que constituye una parte importante del sistema límbico; incluye al propio hipocampo (asta de Amón), la circunvolución dentada y el subículo.

amígdala Estructura situada en el interior del lóbulo temporal rostral, que contiene un conjunto de núcleos; parte del sistema límbico.

fórnix Haz de fibras que conecta el hipocampo con otras partes del encéfalo, incluyendo los cuerpos mamilares del hipotálamo; parte del sistema límbico.

cuerpos mamilares Engrosamiento en la base del encéfalo, en el extremo posterior del hipotálamo, que contiene ciertos núcleos hipotalámicos; parte del sistema límbico.

ganglios basales Grupo de núcleos subcorticales en el telencéfalo: el núcleo caudado, el globo pálido y el putamen, partes importantes del sistema motor.

núcleo Grupo reconocible de cuerpos de células nerviosas en el sistema nervioso central.

diencéfalo Región del prosencéfalo que rodea el tercer ventrículo; incluye el tálamo y el hipotálamo.

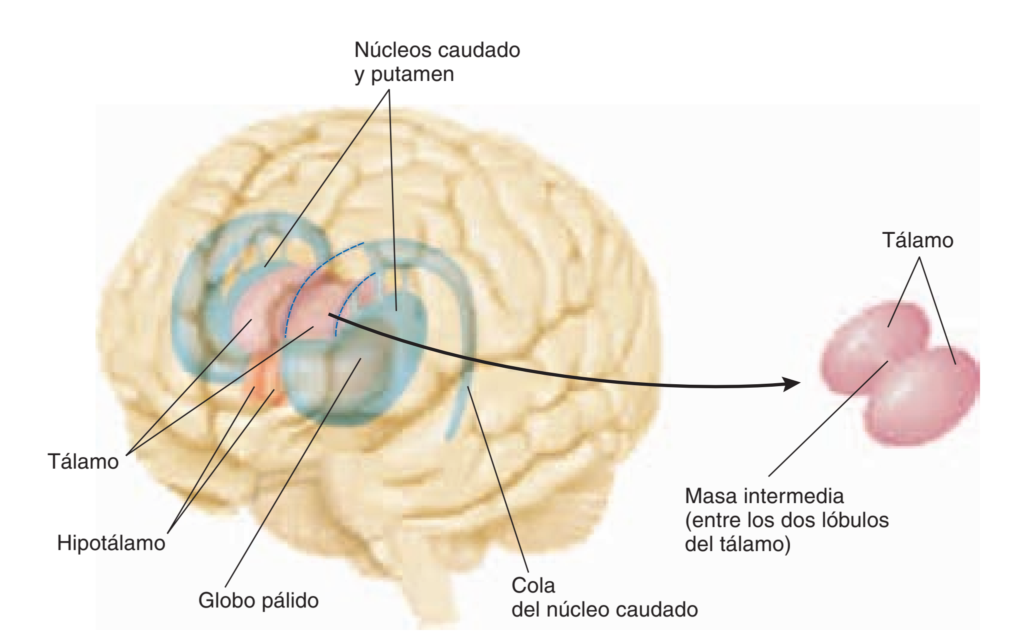


figura 3.18

Localización de los ganglios basales y el diencéfalo, representados dentro de un encéfalo semitransparente.

importantes son el tálamo y el hipotálamo (véase la *figura 3.18*).

Tálamo El **tálamo** (del griego *thalamos*, «cámara interna») constituye la parte dorsal del diencéfalo. Se sitúa cerca de la línea media de los hemisferios cerebrales, en la zona inmediatamente medial y caudal a los ganglios basales. El tálamo consta de dos lóbulos, conectados mediante un puente de sustancia gris, la *masa intermedia*, que traspasa la parte medial del tercer ventrículo (véase la *figura 3.18*). Probablemente la masa intermedia no sea una estructura importante, ya que no existe en el cerebro de muchas personas. Sin embargo, sirve de punto de referencia útil al examinar diagramas del encéfalo; se representa en las figuras 3.4, 3.16, 3.17, 3.18 y 3.19.

La mayoría de las aferencias neurales de la corteza cerebral provienen del tálamo; de hecho, gran parte de la superficie cortical puede dividirse en regiones que reciben proyecciones de partes específicas del tálamo. Las **fibras de proyección** son conjuntos de axones que surgen de cuerpos celulares localizados en una región del encéfalo y que establecen sinapsis con neuronas localizadas en otra región (es decir, *proyectan a* esta región).

El tálamo se divide en varios núcleos. Algunos núcleos talámicos reciben información sensorial procedente de los sistemas sensoriales. Sus neuronas envían entonces la información sensorial a áreas de proyección sensorial específicas de la corteza cerebral. Por ejemplo, el **núcleo geniculado lateral** recibe información del ojo y envía axones a la corteza visual primaria, y el **núcleo geniculado medial** recibe información del oído interno y envía axones a la corteza auditiva primaria. Otros núcleos talámicos proyectan a regiones específicas de la corteza cerebral, pero no actúan como lugar de relevo de la información sensorial primaria. Por ejemplo, el **núcleo ventrolateral** recibe información del cerebelo y la proyecta hacia la corteza motora primaria. Y, como se verá en el capítulo 9, varios núcleos participan en el control del nivel de activación de la corteza cerebral. Para cumplir esta tarea, dichos núcleos envían amplias proyecciones a todas las regiones corticales.

Hipotálamo Como indica su nombre, el **hipotálamo** se encuentra en la base del encéfalo, debajo del tálamo. Aunque el hipotálamo es una estructura relativamente pequeña, es importante. Controla el sistema nervioso

tálamo La región mayor del diencéfalo, localizada por encima del hipotálamo; contiene núcleos que proyectan información a regiones específicas de la corteza cerebral y recibe información de ella.

fibra de proyección Axón de una neurona en una región del encéfalo cuyas terminaciones establecen sinapsis con neuronas de otra región.

núcleo geniculado lateral Grupo de cuerpos celulares dentro del cuerpo geniculado lateral del tálamo, que recibe fibras de la retina y las proyecta a la corteza visual primaria.

núcleo geniculado medial Grupo de cuerpos celulares dentro del cuerpo geniculado medial del tálamo; recibe fibras del sistema auditivo y las proyecta a la corteza auditiva primaria.

núcleo ventrolateral Núcleo del tálamo que recibe aferencias del cerebelo y envía axones a la corteza motora primaria.

hipotálamo Grupo de núcleos del diencéfalo situado debajo del tálamo; implicado en la regulación del sistema nervioso neurovegetativo, el control de los lóbulos anterior y posterior de la hipófisis y la integración de conductas típicas de especie.

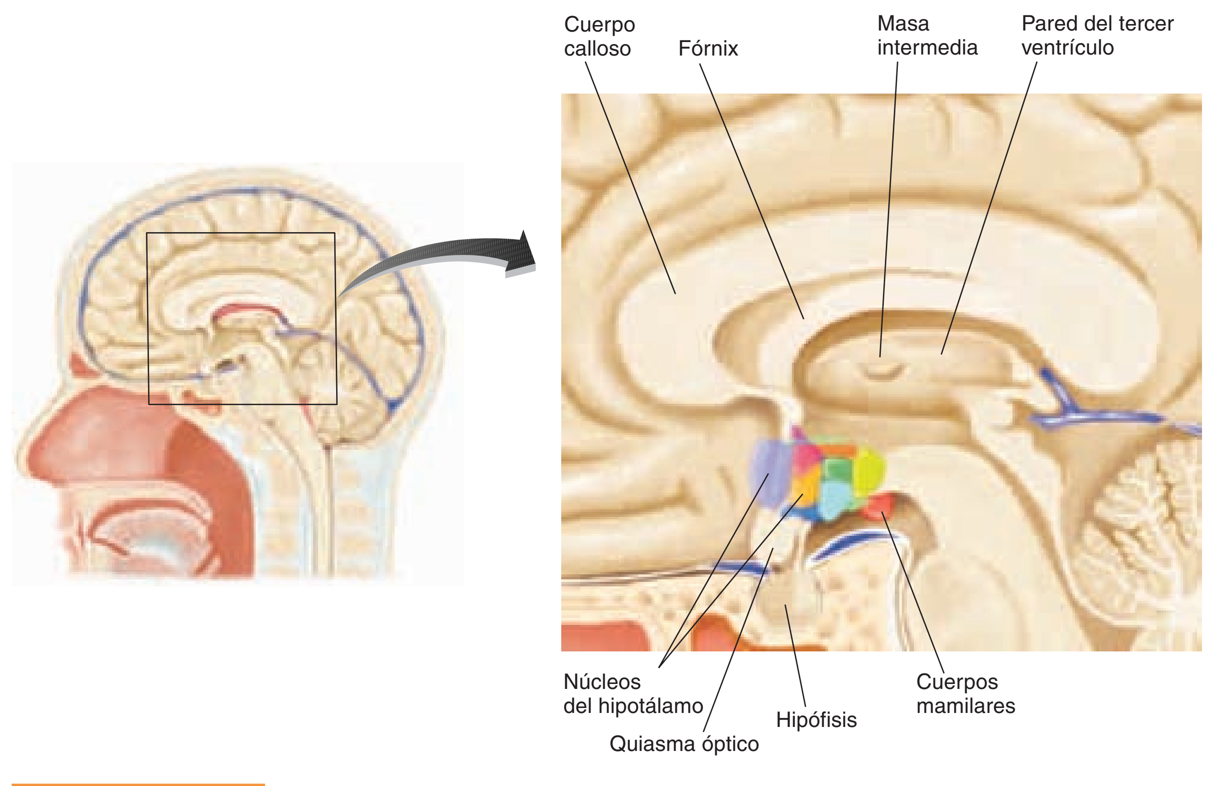


figura 3.19

Vista sagital medial de parte del encéfalo en la que se ven algunos de los núcleos del hipotálamo. Los núcleos se sitúan en el extremo más alejado de la pared del tercer ventrículo, dentro del hemisferio derecho.

neurovegetativo y el sistema endocrino, y organiza conductas relacionadas con la supervivencia de las especies, —conductas denominadas cuatro «efes» (del inglés *fighting*, «lucha»; *feeding*, «ingesta»; *fleeing*, «huida» y *mating*, «aparearse»)—.

El hipotálamo se sitúa a ambos lados de la región ventral del tercer ventrículo. Es una estructura compleja, que contiene numerosos núcleos y tractos de fibras. En la figura 3.19 se indica su localización y tamaño. Obsérvese que la hipófisis está unida a la base del hipotálamo mediante el tallo hipofisario. Justo delante de éste se halla el **quiasma óptico**, donde la mitad de los axones de cada nervio óptico (procedentes de los ojos) cruzan al otro lado del encéfalo (véase la ***figura 3.19***). El papel del hipotálamo en el control de las cuatro «efes» (y de otras conductas, como beber y dormir) se examinará en varios capítulos posteriores de este libro.

Gran parte del sistema endocrino está controlado por hormonas producidas por células del hipotalámo. Un sistema vascular especial conecta directamente el hipotálamo con la **hipófisis anterior** (o adenohipófisis) (véase la ***figura 3.20***). Las hormonas hipotalámicas son segregadas por neuronas especializadas, llamadas **células neurosecretoras**, localizadas cerca de la base del tallo de la hipófisis. Estas hormonas estimulan a la hipófisis anterior para que segregue sus propias hormonas. Por ejemplo, la *gonadoliberina* (u hormona liberadora de gonadotropinas —GnRH—) hace que la hipófisis anterior segregue *hormonas gonadotropas*, que intervienen en la fisiología y en la conducta reproductivas.

La mayoría de las hormonas segregadas por la hipófisis anterior controlan las secreciones de otras glándulas endocrinas. Dada su función, la hipófisis anterior ha sido denominada «glándula maestra» del cuerpo. Por ejemplo, las hormonas gonadotropas estimulan a las gónadas (ovarios y testículos) para que liberen hormonas sexuales masculinas o femeninas. Estas hormonas afectan a la actividad de células distribuidas por todo el cuerpo, incluyendo a algunas células cerebrales. Otras dos hormonas de la hipófisis anterior —la prolactina y la somatotropina, u

quiasma óptico Conexión en forma de X entre los nervios ópticos, localizada en la base del encéfalo, justo delante de la hipófisis.

lóbulo anterior de la hipófisis Parte anterior de la hipófisis; glándula endocrina cuyas secreciones están controladas por las hormonas del hipotálamo

célula neurosecretora Neurona que segrega una hormona o una sustancia similar a una hormona.

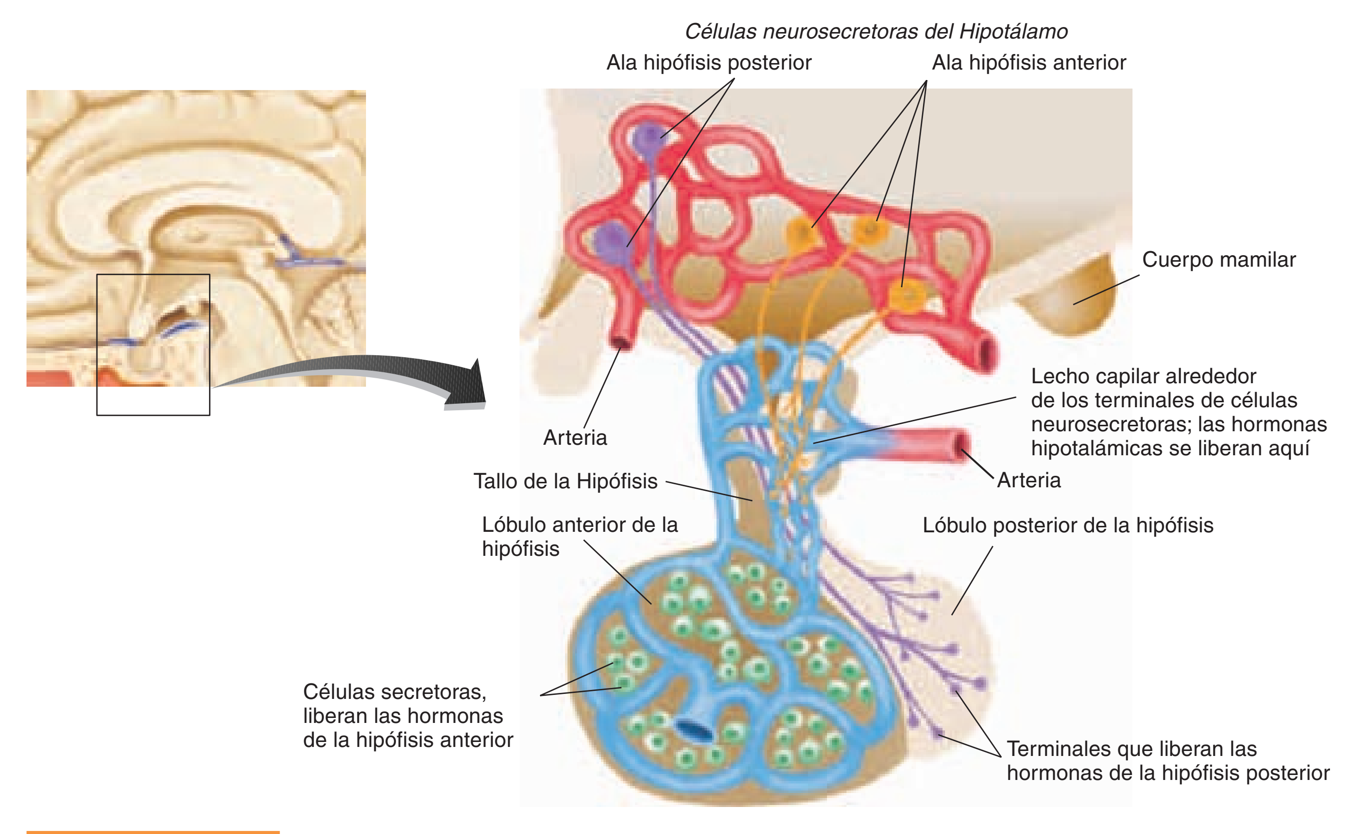


figura 3.20

La hipófisis. Las hormonas liberadas por células neurosecretoras del hipotálamo penetran en los capilares y son conducidas al lóbulo anterior de la hipófisis, donde controlan su secreción hormonal. Las hormonas del lóbulo posterior de la hipófisis se producen en el hipotálamo y se transportan en vesículas mediante transporte axoplásmico.

hormona del crecimiento—), no controlan otras glándulas, sino que actúan como mensajeros finales. Los efectos comportamentales de muchas de las hormonas de la hipófisis anterior se describen en capítulos posteriores.

El hipotálamo produce también las hormonas de la **hipófisis posterior** (o neurohipófisis) y controla su secreción. Estas hormonas incluyen la oxitocina, que estimula la expulsión de leche y las contracciones uterinas en el momento del parto, y la vasopresina, que regula la excreción de orina por los riñones. Dichas hormonas son producidas por neuronas hipotalámicas cuyos axones descienden por el tallo hipofisario y terminan en la hipófisis posterior. Son transportadas en vesículas a lo largo del axoplasma de esas neuronas, y se acumulan en los botones terminales de la hipófisis posterior. Cuando estos axones descargan potenciales de acción, la hormona que contienen sus botones terminales es liberada y penetra en el aparato circulatorio.

Mesencéfalo

El **mesencéfalo** (también llamado cerebro medio) rodea al acueducto cerebral y está formado por dos partes principales: el *tectum* y el *tegmentum.*

Tectum

El ***tectum*** («techo») se localiza en la región dorsal del mesencéfalo. Sus principales estructuras son los **tubérculos cuadrigéminos superiores** y los **tubérculos cuadrigéminos inferiores**, que tienen la apariencia de cuatro pequeños abultamientos en la superficie dorsal del

lóbulo posterior de la hipófisis Parte posterior de la hipófisis; glándula endocrina que contiene botones terminales, que segregan hormonas, de axones cuyos cuerpos celulares se sitúan en el hipotálamo.

cerebro medio El mesencéfalo; la división central de las tres principales que componen el encéfalo.

mesencéfalo El cerebro medio; región del encéfalo que rodea al acueducto cerebral; incluye el *tectum* y el *tegmentum*.

tectum La zona dorsal del mesencéfalo; incluye los tubérculos cuadrigéminos superiores e inferiores.

tubérculos cuadrigéminos superiores Abultamientos en la zona superior del mesencéfalo; parte del sistema visual.

tubérculos cuadrigéminos inferiores Abultamientos en la zona inferior del mesencéfalo; parte del sistema auditivo.

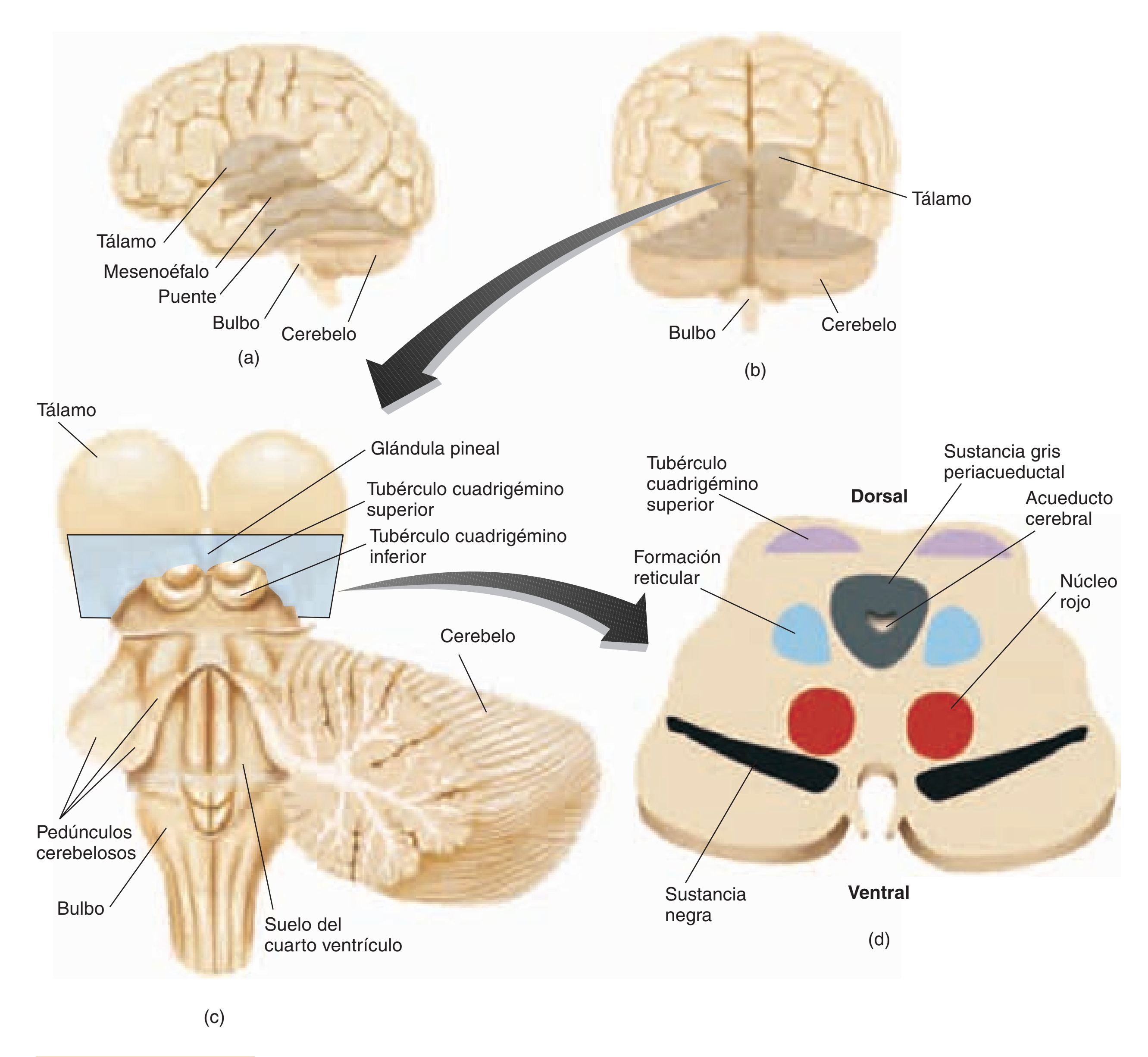


figura 3.21

Cerebelo y tronco del encéfalo. (a) Vista lateral de un encéfalo semitransparente en el que se ven el cerebelo y el tronco del encéfalo. (b) Vista desde la parte posterior del encéfalo. (c) Vista dorsal del tronco del encéfalo. Se han extirpado el hemisferio izquierdo del cerebelo y parte del hemisferio derecho para mostrar el interior del cuarto ventrículo y los pedúnculos cerebelosos. (d) Sección transversal del mesencéfalo.

tronco del encéfalo. El tronco del encéfalo incluye al diencéfalo, el mesencéfalo y el rombencéfalo, y recibe este nombre porque parece justamente eso: un tronco. La figura 3.21 muestra varias vistas del tronco del encéfalo: vistas lateral y posterior del tronco cerebral dentro de un encéfalo semitransparente, una vista ampliada del tronco del encéfalo con una parte del cerebelo, seccionada para dejar ver el cuarto ventrículo, y una sección transversal a través del mesencéfalo (véase la ***figura 3.21***). Los tubérculos cuadrigéminos inferiores forman parte del sistema auditivo. Los tubérculos cuadrigéminos superiores forman parte del sistema visual. En mamíferos, están implicados principalmente en reflejos visuales y respuestas a estímulos en movimiento.

tronco cerebral El «tronco» del encéfalo, desde el bulbo raquídeo hasta el diencéfalo, excluyendo el cerebelo.

Tegmentum

El **tegmentum** («cubierta») está integrado por la región del mesencéfalo situada bajo el tectum. Incluye el extremo rostral de la formación reticular, varios núcleos que controlan los movimientos oculares, la sustancia gris periacueductal, el núcleo rojo, la sustancia negra y el área tegmental ventral (véase la ***figura 3.21d***).

La **formación reticular** es una amplia estructura, compuesta por muchos núcleos (más de noventa en total). También se caracteriza porque parece una difusa e interconectada red de neuronas con complejos procesos dendríticos y axónicos. (De hecho, *retículo* significa «red pequeña»; los primeros anatomistas quedaron sorprendidos ante el aspecto de red de la formación reticular). La formación reticular ocupa la zona nuclear del tronco del encéfalo, desde el borde inferior del bulbo hasta el extremo superior del mesencéfalo (véase la ***figura 3.21d***). Recibe información sensorial a través de varias vías y proyecta axones a la corteza cerebral, el tálamo y la médula espinal. Participa en el control del sueño y el nivel de activación (*arousal*), de la atención, del tono muscular, del movimiento y de varios reflejos vitales. Sus funciones se describirán más detalladamente en capítulos posteriores.

La **sustancia gris periacueductal** se denomina así porque en su mayor parte consiste en cuerpos de células neuronales («sustancia gris», por contraposición a la «sustancia blanca», formada por haces de axones) que rodean al acueducto cerebral en su trayectoria desde el tercer ventrículo al cuarto. La sustancia gris periacueductal contiene circuitos neurales que controlan secuencias de movimientos que componen conductas típicas de especie, como la lucha y el apareamiento. Como veremos en el capítulo 7, los opiáceos como la morfina disminuyen la sensibilidad del organismo al dolor, estimulando a neuronas de dicha región.

El **núcleo rojo** y la **sustancia negra** son componentes importantes del sistema motor. Un haz de axones. originado en el núcleo rojo, constituye uno de los dos principales sistemas de fibras que llevan información motora desde la corteza cerebral y el cerebelo hasta la médula espinal. La sustancia negra contiene neuronas cuyos axones proyectan a los núcleos caudado y putamen, partes de los ganglios basales. Como se verá en el capítulo 4, la degeneración de estas neuronas causa la enfermedad de Parkinson.

Rombencéfalo

El **rombencéfalo**, que rodea el cuarto ventrículo, está integrado por dos divisiones principales: el metencéfalo y el mielencéfalo.

Metencéfalo

El metencéfalo está formado por la protuberancia (o puente) y el cerebelo.

Cerebelo **El cerebelo** («pequeño cerebro»), con sus dos hemisferios, se parece a una versión en miniatura del encéfalo. Está cubierto por la **corteza cerebelosa** y contiene un conjunto de **núcleos cerebelosos profundos**. Estos núcleos reciben proyecciones desde la corteza del cerebelo y, a su vez, envían proyecciones fuera del cerebelo a otras partes del encéfalo. Cada uno de los hemisferios cerebelosos está unido a la superficie dorsal de la protuberancia mediante haces de axones: los **pedúnculos cerebelosos** («pequeños pies») superior, medio e inferior (véase la ***figura 3.21c***).

La lesión del cerebelo afecta al mantenimiento de la postura erecta, la locomoción o la ejecución de movimientos coordinados. (Un pianista experto o cualquier otro músico deben mucho a su cerebelo.) Éste recibe información visual, auditiva, vestibular y somatosensorial; y asimismo recibe información sobre cada movimiento muscular que está dirigiendo el encéfalo. El cerebelo integra esta información y modifica el flujo motor, coordinando y modulando los movimientos. La lesión del cerebelo produce movimientos bruscos, mal coordinados y exagerados; si la lesión es amplia no se puede incluso mantenerse en pie. En el capítulo 8 se analiza con más detalle la anatomía y las funciones del cerebelo.

tegmentum La zona ventral del mesencéfalo; incluye la sustancia gris periacueductal, la formación reticular, el núcleo rojo y la sustancia negra.

formación reticular Una amplia red de tejido neural localizada en la región central del tronco cerebral, desde el bulbo raquídeo hasta el diencéfalo.

sustancia gris periacueductal Región del mesencéfalo que rodea al acueducto cerebral; contiene circuitos neurales implicados en conductas típicas de especie.

núcleo rojo Amplio núcleo del mesencéfalo, que recibe aferencias del cerebelo y la corteza motora y envía axones a las neuronas motoras de la médula espinal.

sustancia negra Región del *tegmentum* que se tiñe de oscuro y contiene neuronas que se comunican con el núcleo caudado y el putamen de los ganglios basales.

rombencéfalo La más caudal de las tres divisiones principales del encéfalo; incluye el metencéfalo y el mielencéfalo.

cerebelo Una parte importante del encéfalo, dorsal a la protuberancia, compuesta por los dos hemisferios cerebelosos, cubiertos por la corteza cerebelosa; un componente esencial del sistema motor.

corteza cerebelosa La corteza que recubre la superficie del cerebelo.

núcleos cerebelosos profundos Núcleos localizados dentro de los hemisferios cerebelosos; reciben proyecciones de la corteza cerebelosa y las envían fuera del cerebelo a otras partes del encéfalo.

pedúnculos cerebelosos Uno de los tres haces de axones que unen cada hemisferio cerebeloso a la zona dorsal de la protuberancia.

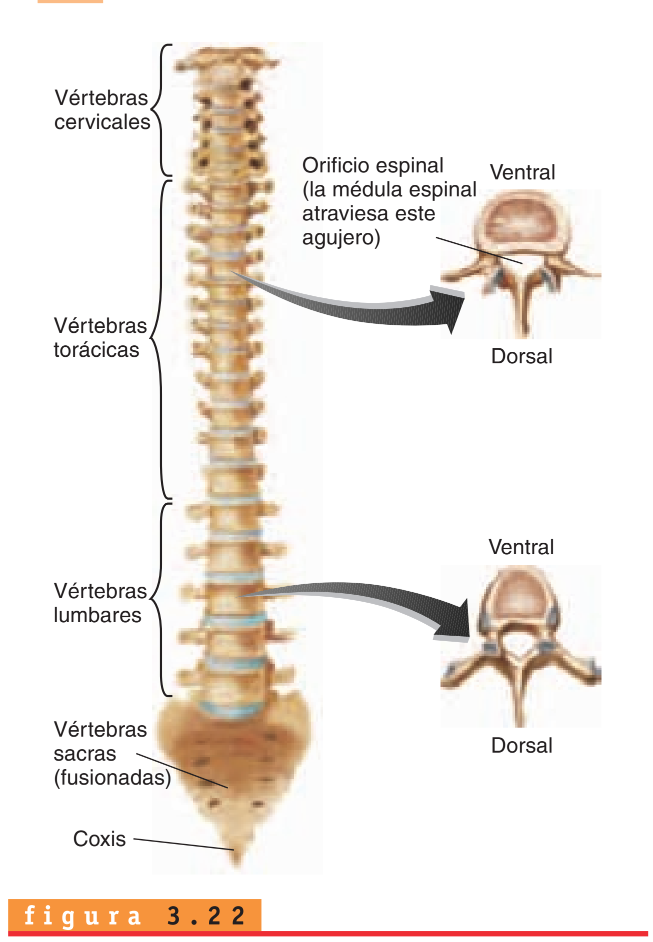


figura 3.22

Vista ventral de la columna vertebral humana con ampliaciones que muestran la anatomía de las vértebras.

■ **Protuberancia El cerebelo** La **protuberancia,** un gran abultamiento en el tronco del encéfalo, se sitúa entre el mesencéfalo y el bulbo raquídeo, en la zona inmediatamente ventral al cerebelo. También se denomina *puente*, aunque realmente no parece un «puente» (véanse de nuevo las figuras ***3.16 y 3.21a***). La protuberancia contiene, en su zona central, una parte de la formación reticular, incluidos algunos núcleos que parecen ser importantes en el control del sueño y del nivel de activación. Contiene asimismo un gran núcleo donde hace relevo la información que va desde la corteza cerebral hasta el cerebelo.

Mielencéfalo

El mielencéfalo consta de una importante estructura: el **bulbo raquídeo** (también llamado «médula oblongada», o, habitualmente sólo *bulbo.* Esta estructura es la región más caudal del tronco cerebral; su borde inferior es el extremo rostral de la médula espinal (véanse de nuevo las ***figuras 3.16*** y ***3.21a***). El bulbo contiene una parte de la formación reticular, la cual incluye núcleos que controlan funciones vitales tales como la regulación del aparato cardiovascular, la respiración y el tono de los músculos esqueléticos.

Médula Espinal

La **médula espinal** es una estructura larga y cónica, de un grosor aproximado al del dedo meñique. Su principal función consiste en distribuir fibras motoras a los órganos efectores del cuerpo (glándulas y músculos) y en recoger información somatosensorial que ha de ser enviada al encéfalo. Por otra parte, la médula espinal presenta un cierto grado de autonomía respecto al encéfalo; en ella se localizan diversos circuitos de control reflejo, algunos de los cuales se describen en el capítulo 8.

La médula espinal está protegida por la columna vertebral, que está compuesta por 24 vértebras individuales correspondientes a las regiones *cervical* (cuello), *torácica* (pecho) y *lumbar* (parte inferior de la espalda), y por las vértebras fundidas que componen las porciones sacra y *coccígea* de la columna (localizadas en la región pélvica). La médula espinal pasa a través del orificio de cada una de las vértebras (el *agujero vertebral*). En la figura 3.22 se ilustran las divisiones y estructuras de la médula espinal así como las de la columna vertebral (véase la ***figura 3.22***). Obsérvese que la médula espinal ocupa sólo unos dos tercios de la columna vertebral, el resto del espacio lo completa una masa de **raíces raquídeas** (o espinales), que componen la **cola de caballo** (véase de nuevo la ***figura 3.3c***).

En una etapa temprana del desarrollo embriológico, la columna vertebral y la médula espinal tienen la misma longitud. A medida que avanza el desarrollo, la columna vertebral crece más deprisa que la médula. Esta diferente velocidad de crecimiento hace que las raíces de los nervios raquídeos se desplacen hacia abajo; las raíces más caudales son las que se desplazan más lejos antes de emerger a través de las aberturas que existen entre las vértebras, componiendo así la cola de caballo. Para producir el **bloqueo caudal** que a veces se utiliza en la cirugía pélvica

protuberancia La región del metencéfalo rostral al bulbo raquídeo, caudal al mesencéfalo y ventral al cerebelo.

bulbo raquídeo La región más caudal del encéfalo; localizada en el mielencéfalo, justo rostral a la médula espinal.

raíz espinal Haz de axones rodeado por tejido conjuntivo que surge de la médula espinal en pares, los cuales se fusionan y forman un nervio raquídeo.

cola de caballo Haz de raíces espinales localizado caudalmente al extremo inferior de la médula espinal.

bloqueo caudal Anestesia y parálisis de la parte inferior del cuerpo, producido por la inyección de un anestésico local en el líquido cefalorraquídeo que rodea la cola de caballo.

o durante el parto, se puede inyectar un anestésico local en el LCR contenido en la bolsa de duramadre que rodea la cola de caballo. La droga bloquea la conducción de mensajes neurales en sus axones.

La figura 3.23a muestra una porción de la médula espinal, con las capas de meninges que la envuelven. De cada lado de la médula espinal surgen pequeños haces de fibras formando dos filas a lo largo de la superficie dorsolateral y ventrolateral. Estos haces se unen en grupos, convirtiéndose en los 31 pares de **raíces dorsales** y **raíces ventrales**. Las raíces dorsales y ventrales se unen cuando atraviesan el agujero vertebral y constituyen los nervios raquídeos (o espinales) (véase la ***figura 3.23a***).

En la figura 3.22b se presenta una sección transversal de la médula espinal. Al igual que el encéfalo, la médula espinal está formada por sustancia blanca y sustancia gris. Al contrario que en el encéfalo, la sustancia blanca de la médula (compuesta por haces ascendentes y descendentes de axones mielinizados) se halla en la parte externa; la sustancia gris (en su mayoría formada por cuerpos celulares y axones cortos no mielinizados) se halla en la parte interna. En la figura 3.23b, los haces ascendentes se representan en azul, y los descendentes en rojo (véase la ***figura 3.23b***).

resumen intermedio

Sistema nervioso central

El encéfalo está formado por tres divisiones principales, organizadas alrededor de las tres cámaras del tubo que se desarrolla en las primeras etapas de la vida embrionaria: el prosencéfalo, el mesencéfalo y el rombencéfalo. El desarrollo del tubo neural en el sistema nervioso central maduro se ilustra en la figura 3.7, y en la tabla 3.2 se destacan las principales divisiones y subdivisiones del encéfalo.

Durante la primera fase del desarrollo cerebral, la división simétrica de las células precursoras de la zona ventricular, que revisten el tubo neural, aumenta su tamaño. Durante la segunda fase, la división asimétrica de estas células da lugar a neuronas, las cuales migran a lo largo de las fibras de los neurogliocitos radiales hasta su sede definitiva. Allí, las neuronas desarrollan dendritas y axones, y establecen conexiones sinápticas con otras neuronas. Más tarde, aquellas que no logran desarrollar un número suficiente de conexiones sinápticas son destruidas mediante apoptosis. Aunque el desarrollo básico del sistema nervioso está controlado genéticamente, la estimulación sensorial interviene afinando los detalles. Además, incluso los circuitos neurales de un encéfalo completamente maduro pueden ser modificados por las experiencias.

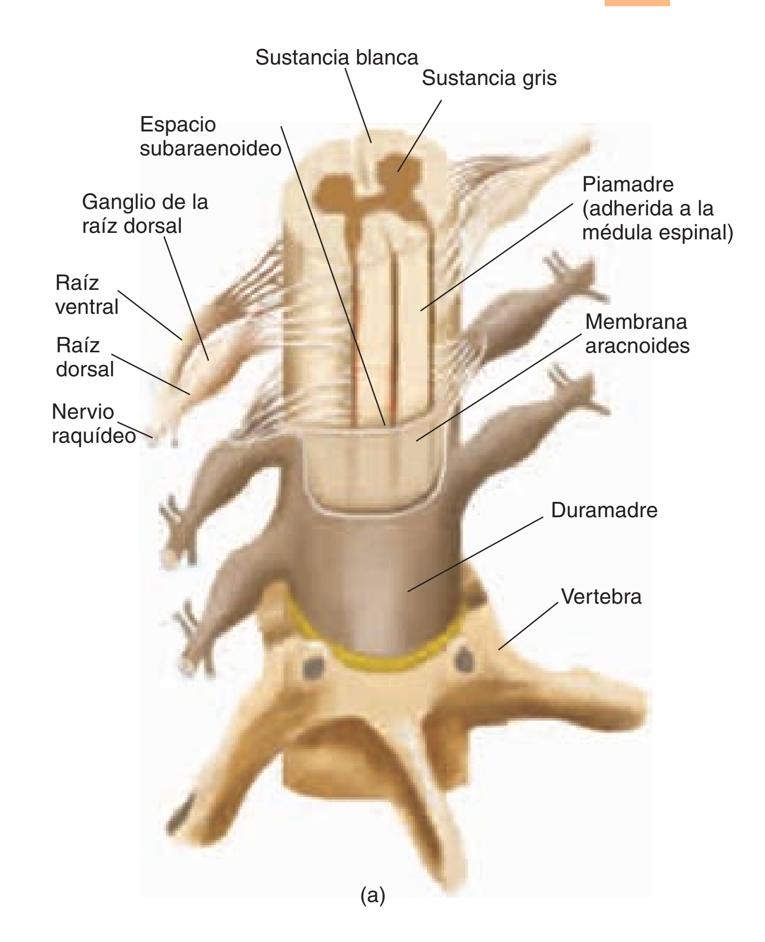


figura 3.23

Médula espinal. (a) Porción de la médula espinal donde se ven las capas de meninges y la relación de la médula espinal con la columna vertebral. (b) Sección transversal a través de la médula espinal. Los fascículos ascendentes se representan en azul y los descendentes en rojo.

raíz dorsal Raíz del nervio raquídeo que contiene fibras sensoriales que entran (aferentes) a la médula espinal.

raíz ventral Raíz del nervio raquídeo que contiene fibras motoras que salen (eferentes) de la médula espinal.

La duplicación de genes —en concreto, los genes maestro que controlan grupos de otros genes— facilitó el aumento de complejidad del encéfalo durante el proceso de evolución. Cuando se duplica un gen, una de las copias puede seguir llevando a cabo funciones vitales, dejando la otra para «experimentación» mediante mutaciones. El gran tamaño del encéfalo humano, comparado con el del encéfalo de otros primates, parece llevarse a cabo principalmente gracias a la prolongación del primer y segundo períodos del desarrollo cerebral.

El prosencéfalo, que rodea a los ventrículos laterales y al tercer ventrículo, está integrado por el telencéfalo y el diencéfalo. El telencéfalo contiene la corteza cerebral, el sistema límbico y los ganglios basales. La corteza cerebral está organizado en los lóbulos frontal, parietal, temporal y occipital. El surco central separa el lóbulo frontal, que se ocupa en especial del movimiento y su planificación, de los otros tres lóbulos, que se encargan principalmente de la percepción y el aprendizaje. El sistema límbico, que incluye la corteza límbica, el hipocampo y la amígdala, está implicado en las emoción, la motivación y el aprendizaje. Los ganglios basales participan en el control del movimiento. El diencéfalo está integrado por el tálamo, que lleva información hasta y desde la corteza cerebral; y el hipotálamo, que controla el sistema endocrino y modula conductas típicas de especie.

El mesencéfalo, que rodea al acueducto cerebral, consta del *tectum* y el *tegmentum*. El *tectum* está relacionado con la audición y con el control de los reflejos visuales y las respuestas a estímulos en movimiento. El *tegmentum* contiene la formación reticular, la cual es una estructura importante en el control del sueño, el nivel de activación (*arousal*) y el movimiento; la sustancia gris periacueductal, que controla varias conductas típicas de especie; y el núcleo rojo y la sustancia negra, ambas parte del sistema motor. El rombencéfalo, que rodea al cuarto ventrículo, contiene el cerebelo, la protuberancia y el bulbo raquídeo. El cerebelo juega un papel fundamental en la integración y coordinación de los movimientos. La protuberancia incluye ciertos núcleos importantes en la regulación del sueño y el nivel de activación. También el bulbo raquídeo está involucrado en el sueño y el nivel de activación, aunque asimismo interviene en el control del movimiento y de funciones vitales tales como la frecuencia cardíaca, la respiración y la tensión arterial.

nervio raquídeo Nervio periférico unido a la médula espinal.

axón aferente Axón que se dirige hacia el sistema nervioso central, conduciendo información sensorial.

ganglio de la raíz dorsal Nódulo en una raíz dorsal, que contiene los cuerpos celulares de las neuronas de los nervios raquídeos aferentes.

La parte externa de la médula espinal está formada por sustancia blanca: axones que envían información en sentido ascendente o descendente. La sustancia gris central contiene cuerpos celulares.

Sistema nervioso periférico

El encéfalo y la médula espinal se comunican con el resto del cuerpo a través de los nervios craneales y raquídeos. Estos nervios forman parte del sistema nervioso periférico, que conduce información sensorial al sistema nervioso central y mensajes desde este último hasta los músculos y glándulas del cuerpo.

Nervios raquídeos

Los **nervios raquídeos** (o espinales) son el resultado de la unión de las raíces dorsales y ventrales que surgen de la médula espinal. Estos nervios salen de la columna vertebral y viajan hacia los músculos o hacia los receptores sensoriales que inervan, ramificándose repetidamente a medida que avanzan. Las ramas de los nervios raquídeos siguen a menudo a los vasos sanguíneos, especialmente aquellas que inervan los músculos esqueléticos (véase de nuevo la ***figura 3.3***).

Examinemos las vías a través de las cuales la información sensorial penetra en la médula espinal y sale de ella la información motora. Los cuerpos celulares de todas las células cuyos axones llevan información sensorial al encéfalo y a la médula espinal se localizan fuera del SNC. (La única excepción es el sistema visual; la retina del ojo es, en realidad, una parte del encéfalo.) Estos axones entrantes se denominan **axones aferentes** porque «tuercen hacia» el SNC. Los cuerpos celulares que dan lugar a los axones que llevan información somatosensorial a la médula espinal residen en los **ganglios de la raíz dorsal**, abultamientos redondeados en las raíces dorsales (véase la ***figura 3.24***). Éstas neuronas son de tipo unipolar (descritas en el capítulo 2). El tallo axónico se divide cerca del cuerpo celular, enviando uno de los extremos hacia la médula espinal y el otro hacia el órgano sensorial. Repárese en que todos los axones de la raíz dorsal transmiten información somatosensorial.

Los cuerpos celulares que dan lugar a la raíz ventral se localizan en la sustancia gris de la médula espinal. Los axones de estas neuronas multipolares salen de la médula espinal a través de una raíz ventral, la cual se une a una raíz dorsal, componiendo un nervio raquídeo. Los axones que salen de la médula espinal a través de las raíces ventrales controlan los músculos y las glándulas. Se cono-

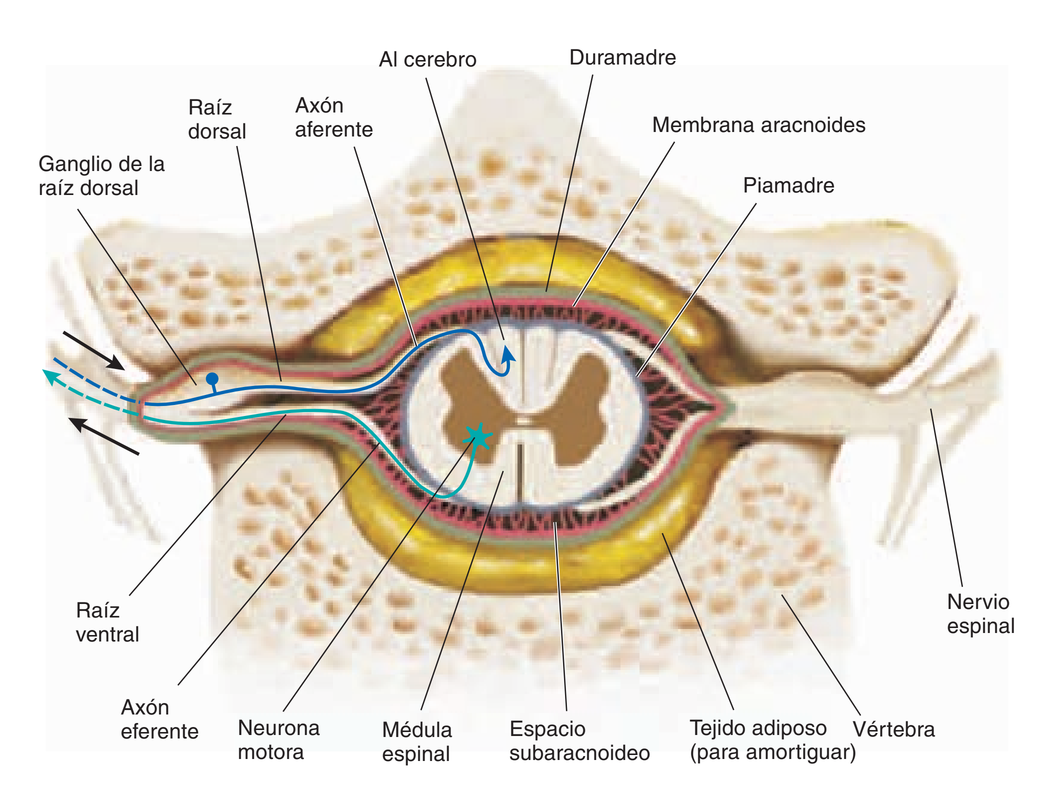


figura 3.24

Sección transversal de la médula espinal que muestra el camino que toman los axones aferentes y eferentes a través de las raíces dorsal y ventral.

cen como **axones eferentes** porque "se desvían de" el SNC (véase la ***figura 3.24***).

Nervios craneales

Hay doce pares de **nervios craneales** unidos a la superficie ventral del encéfalo. La mayoría de ellos desempeñan funciones sensoriales y motoras referentes a la región de la cabeza y el cuello. Uno de ellos, el *décimo* o **nervio vago**, regula las funciones de los órganos de las cavidades torácica y abdominal. Se le llama *vago* («errante») porque sus ramas deambulan por las cavidades torácica y abdominal. (La palabra *vagabundo* tiene la misma raíz). En la figura 3.25 se presenta una vista de la base del encéfalo y se representan los nervios craneales y las estructuras que inervan. Adviértase que las fibras eferentes (motoras) se han dibujado en rojo y las fibras aferentes (sensoriales) en azul (véase la ***figura 3.25***).

Como se mencionó en la sección anterior, los cuerpos celulares de las fibras nerviosas sensoriales que penetran en el encéfalo y la médula espinal (excepto las del sistema visual) se sitúan fuera del sistema nervioso central. La información somatosensorial (y la del sentido del gusto) se recibe, a través de nervios craneales, procedente de neuronas unipolares. La información auditiva, vestibular y visual se recibe a través de fibras de neuronas bipolares (descritas en el capítulo 2). La información olfativa se recibe a través de los **bulbos olfativos**, los cuales reciben información de los receptores olfativos, en la cavidad nasal. Los bulbos olfativos son estructuras complejas que contienen una considerable cantidad de circuitos neurales; de hecho, forman parte del encéfalo. Los mecanismos sensoriales son descritos más detalladamente en los capítulos 6 y 7.

Sistema nervioso neurovegetativo

La parte del sistema nervioso periférico que se ha estudiado hasta ahora —la que recibe información de los órganos sensoriales y controla los movimientos de los músculos esqueléticos— recibe el nombre de **sistema nervioso somático**. La otra rama del sistema nervioso periférico

axón eferente Axón que se dirige fuera del sistema nervioso central, conduciendo órdenes motoras a los músculos y las glándulas.

nervio craneal Nervio periférico unido directamente al encéfalo.

nervio vago El mayor de los nervios craneales, que conduce fibras eferentes de la división parasimpática del sistema nervioso neurovegetativo a los órganos de las cavidades torácica y abdominal.

bulbo olfativo Engrosamiento en el extremo del nervio olfativo; recibe aferencias de los receptores olfativos.

sistema nervioso somático Parte del sistema nervioso periférico que controla el movimiento de los músculos esqueléticos o transmite información somatosensorial al sistema nervioso central.

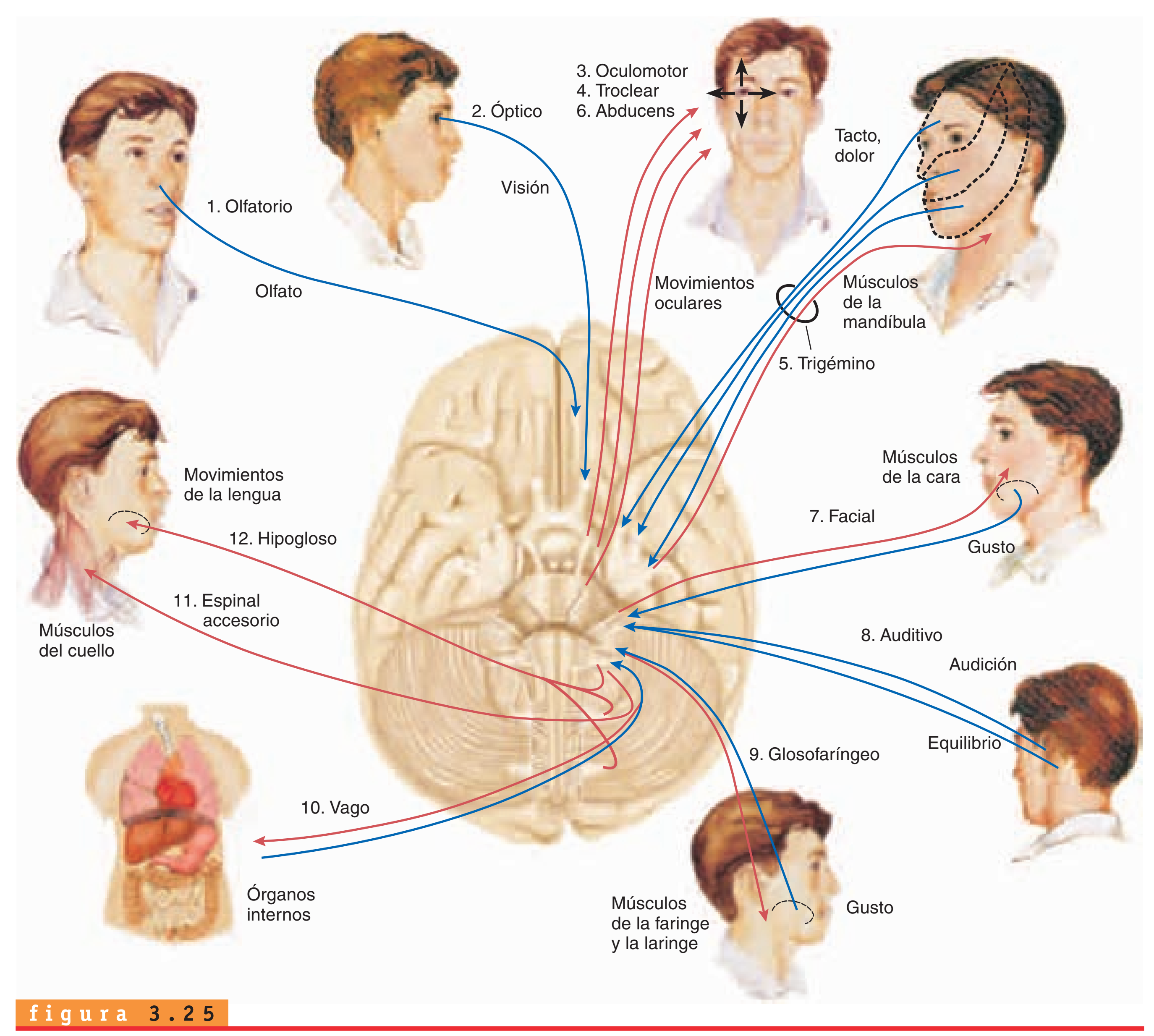


figura 3.25

Los doce pares de nervios craneales con las regiones que controlan y las funciones que desempeñan. Las líneas en rojo señalan los axones que controlan músculos o glándulas; las azules representan axones sensoriales.

—el **sistema nervioso neurovegetativo**, o Sistema Nervioso Autónomo (SNA)— se ocupa de regular la musculatura lisa, el músculo cardíaco y las glándulas. (*Autónomo* significa que se «autogobierna»). La musculatura lisa se halla en la piel (asociada a los folículos pilosos), en los vasos sanguíneos, en los ojos (controlando el tamaño de la pupila y la acomodación del cristalino) y en las paredes y esfínteres del intestino, la vesícula biliar y la vesícula urinaria. La sola descripción de los órganos inervados por el sistema nervioso neurovegetativo sugiere cuál es su función: regular los «procesos neurovegetativos» del cuerpo.

El SNA consta de dos sistemas anatómicamente independientes, la *división simpática* y la *división parasimpática.* Con escasas excepciones, los órganos del cuerpo son inervados por las dos subdivisiones y cada una de ellas provoca un efecto diferente. Por ejemplo, la división simpática acelera la frecuencia cardíaca, mientras que la división parasimpática la hace más lenta.

sistema nervioso neurovegetativo *(autónomo: SNA)* Porción del sistema nervioso periférico que controla las funciones vegetativas del cuerpo.

División simpática del SNA

La **división simpática** está principalmente implicada en actividades relacionadas con el gasto de las reservas de energía almacenadas en el cuerpo. Por ejemplo, cuando un organismo tiene una emoción intensa, el sistema nervioso simpático aumenta el flujo sanguíneo a los músculos esqueléticos, estimula la secreción de adrenalina (lo que produce un incremento de la frecuencia cardíaca y una elevación del nivel de azúcar en sangre) y causa piloerección (erección del vello en los mamíferos que lo tienen y «carne de gallina» en seres humanos).

Los cuerpos celulares de las neuronas motoras simpáticas se localizan en la sustancia gris de las regiones torácica y lumbar de la médula espinal (de ahí que el sistema nervioso simpático también se llame *sistema torácicolumbar*). Las fibras de estas neuronas salen por las raíces ventrales. Tras unirse a los nervios raquídeos, las fibras se ramifican y luego ingresan en los **ganglios simpáticos** (que no hay que confundir con los ganglios de la raíz dorsal). La figura 3.26 muestra cómo se relacionan estos ganglios y la médula espinal. Obsérvese que cada ganglio simpático está conectado con los ganglios adyacentes que están encima y debajo, formando así la **cadena de ganglios simpáticos** (véase la ***figura 3.26***).

Los axones que salen de la médula espinal por la raíz ventral pertenecen a las **neuronas preganglionares**. Los axones preganglionares de las fibras simpáticas penetran en los ganglios de la cadena simpática. La mayor parte de los axones establecen sinapsis allí, pero otros atraviesan estos ganglios y viajan hasta uno de los ganglios simpáticos que se encuentran distribuidos entre los órganos internos. Con una sola excepción (que se menciona en el párrafo siguiente), todos los axones preganglionares simpáticos forman sinapsis con neuronas localizadas en uno de los ganglios. Las neuronas con las que establecen sinapsis se llaman **neuronas postganglionares**. Éstas envían axones a los órganos sobre los que actúan (también conocidos como órganos diana), tales como los intestinos, el estómago, los riñones o las glándulas sudoríparas (véase la ***figura 3.26***).

El sistema nervioso simpático controla la **médula suprarrenal**, un grupo de células localizadas en el centro de la glándula suprarrenal. La médula suprarrenal se parece mucho a un ganglio simpático. La inervan axones preganglionares y sus células secretoras son muy similares a las neuronas simpáticas postganglionares. Estas células segregan adrenalina y noradrenalina al ser estimuladas. Dichas hormonas funcionan principalmente como un refuerzo de los efectos neurales inmediatos de la actividad simpática; por ejemplo, aumentan el flujo sanguíneo a los músculos y hacen que los nutrientes almacenados se descompongan en glucosa en el interior de las células musculares esqueléticas, aumentando así en ellas la energía de la que pueden disponer.

Los botones terminales de los axones preganglionares simpáticos segregan acetilcolina. Los botones terminales que existen en los órganos de actuación, pertenecientes a los axones postganglionares, segregan otro neurotransmisor: noradrenalina. (Las glándulas sudoríparas, que son inervadas por botones terminales que segregan acetilcolina, son una excepción a esta regla).

División parasimpática del SNA

La **división parasimpática** del sistema nervioso neurovegetativo mantiene procesos relacionados con el aumento del suministro al cuerpo de la energía almacenada. Estos procesos incluyen salivación, motilidad gástrica e intestinal, secreción de jugos digestivos y aumento del aporte sanguíneo al sistema gastrointestinal.

Los cuerpos celulares que dan origen a los axones preganglionares del sistema nervioso parasimpático se localizan en dos regiones: los núcleos de algunos nervios craneales (especialmente, el nervio vago) y el asta lateral de la sustancia gris en la región sacra de la médula espinal. Por eso, a la división parasimpática del SNA a menudo se le llama *sistema craneosacral.* Los ganglios parasimpáticos se hallan en las proximidades de los órganos sobre los que actúan; las fibras postganglionares son por tanto relativamente cortas. Los botones terminales de las neuronas del sistema nervioso parasimpático, tanto de las preganglionares como de las postganglionares, segregan acetilcolina.

división simpática Porción del sistema nervioso neurovegetativo que controla las funciones que acompañan la activación y el gasto de energía.

ganglios simpáticos Nódulos que contienen sinapsis entre neuronas preganglionares y postganglionares del sistema nervioso simpático.

cadena de ganglios simpáticos Uno de los pares de grupos de ganglios simpáticos que se sitúan ventrolateralmente a la columna vertebral.

neurona preganglionar Neurona eferente del sistema nervioso neurovegetativo cuyo cuerpo celular se localiza en un núcleo de un nervio craneal o en el asta lateral de la sustancia gris de la médula espinal, y cuyos botones terminales forman sinapsis con neuronas postganglionares en los ganglios neurovegetativos.

neurona postganglionar Neuronas del sistema nervioso neurovegetativo que establecen sinapsis directamente con los órganos sobre los que actúan.

médula suprarrenal Parte interna de la glándula suprarrenal, localizada encima del riñón, controlada por fibras nerviosas simpáticas; segrega adrenalina y noradrenalina.

división parasimpática Porción del sistema nervioso neurovegetativo que controla funciones que se dan durante un estado de relajación.

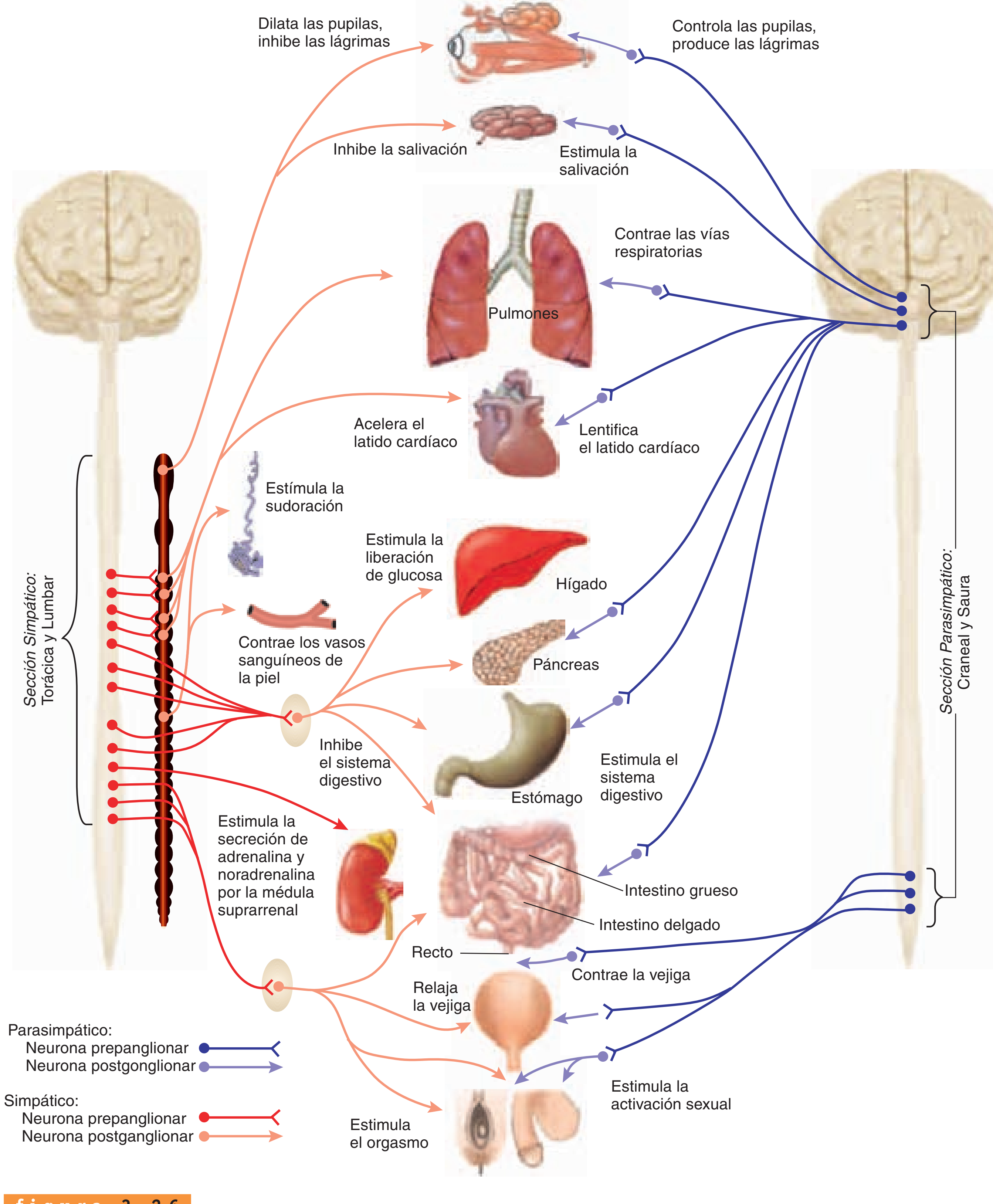


figura 3.26

Sistema nervioso neurovegetativo y los órganos sobre los que actúan, y funciones desempeñadas por las ramas simpática y parasimpática.

tabla 3.3

Principales divisiones del sistema nervioso periférico	
SISTEMA NERVIOSO SOMÁTICO	**SISTEMA NERVIOSO NEUROVEGETATIVO**
Nervios raquídeos	***Rama simpática***
Aferencias de los órganos de los sentidos	Nervios raquídeos (de las regiones torácica y lumbar)
REferencias a los músculos	Ganglios simpáticos
Nervios craneales	***Rama parasimpática***
Aferencias de los órganos de los sentidos	Nervios craneales (III, VII, IX y X)
Eferencias a los músculos	Ganglios parasimpáticos (adyacentes a los órganos sobre los que actúan)

En la ***tabla 3.3*** se resumen las principales divisiones del sistema nervioso periférico.

resumen intermedio

Sistema nervioso periférico

Los nervios raquídeos y craneales conducen axones sensoriales al sistema nervioso central y axones motores fuera de él. Los nervios raquídeos se forman al unirse las raíces dorsales, que contienen axones que entran (aferentes) a la médula espinal; con las raíces ventrales, que contienen axones que salen (eferentes) de ella. El sistema nervioso neurovegetativo consta de dos divisiones: la simpática, la cual controla procesos que ocurren durante estados emocionales intensos o el ejercicio físico, tales como el aumento de la frecuencia cardíaca; y la parasimpática, la cual controla procesos que tienen lugar durante la relajación, como la disminución de la frecuencia cardíaca y el aumento de actividad del aparato digestivo. Las vías del sistema nervioso neurovegetativo contienen axones preganglionares, que van desde el encéfalo o la médula espinal hasta los ganglios simpáticos o los parasimpáticos, y axones postganglionares, desde los ganglios a los órganos sobre los que actúan. La médula suprarrenal, que segrega adrenalina y noradrenalina, está controlada por axones del sistema nervioso simpático.



Lecturas recomendadas

Diamond, M. C., Scheibel, A. B., y Elson, L. M. *The Human Brain Coloring Book*. Nueva York: Barnes and Noble, 1985.

Gluhbegovic, N., y Williams, T H. *The Human Brain: A Photographic Guide*. Nueva York: Harper and Row, 1980.

Heimer, L. *The Human Brain and Spinal Cord.: Functional Neuroanatomy and Dissection* Guide, 2ª ed. Nueva York: Springer-Verlag, 1995.

Nauta, W. J. H. y Feirtag, M. *Fundamental Neuroanatomy*. Nueva York: W. H. Freeman, 1986.

Netter, F. H. The CIBA *Collection of Medical Illustrations. Vol. 1: Nervous System. Part 1: Anatomy and Physiology*. Summit, NJ: CIBA Pharmaceutical Products Co., 1991.

Direcciones de internet recomendadas

Neuroscience Images (Imágenes de Neurociencia)

http://synergy.mcg.edu/pt/PT413/images/image.html

En este sitio se ofrecen imágenes en color de la superficie externa del encéfalo humano.

The Global Spinal Cord (La médula espinal al completo)

http://www.anatomy.wisc.edu/sc97/text/SC/contents.htm

Esta página Web se centra en las fibras ascendentes y descendentes de la médula espinal.

Harvard Brain Atlas (Atlas de Harvard del cerebro)

http://www.med.harvard.edu/AANLIB/home.html

Este enlace proporciona acceso a la página Whole Brain Atlas, que ofrece imágenes de encéfalos de seres humanos tanto normales como lesionados.

Insights from a Broken Brain (Percepciones de un cerebro destrozado)

http://science.education.nih.gov/nihHTML/ose/snapshots/multimedia/ritn/Gage/Broken_brain1.html

El tema de este sitio es el caso de Phineas Gage. Describe concisamente el accidente que provocó la lesión de su lóbulo frontal y los cambios de personalidad que presentó después del mismo. Contiene varios gráficos y una descripción de dos recientes técnicas de neuroimagen (TEP y RM).

Medical Neuroscience (Neurociencia médica)

http://www.indiana.edu/ ~555/

Esta página Web aporta una gran cantidad de secciones del encéfalo humano. Cada sección puede verse con o sin rótulos identificativos. Una particularidad exclusiva de este sitio es que ofrece una serie de casos clínicos que relacionan el daño cerebral con la función.